А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

3

МАРТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

УДК 62 : 581.9

В. И. Чопик

ФЛОРА И ТЕХНИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС[1]

V. I. CHOPIK. FLORA AND TECHNICAL PROGRESS

> Принимая меры для ускорения научно-технического прогресса, необходимо сделать все, чтобы он сочетался с хозяйским отношением к природным ресурсам, не служил источником опасного загрязнения воздуха и воды, истощения земли... Не только мы, но и последующие поколения должны иметь возможность пользоваться всеми благами, которые дает прекрасная природа нашей Родины.
>
> Л. И. Брежнев, Отчетный доклад ЦК КПСС XXIV съезду КПСС.

Каждой эпохе, каждому веку присущи свои знаменательные черты. Для XX века в научном отношении таковыми являются технический прогресс и движение за охрану природы. Эти два явления взаимосвязаны и взаимообусловлены. И технический прогресс, и охрана природы имеют в конечном итоге одинаковые цели — улучшение жизни человека. Но пути, по которым они идут, и методы, которыми они пользуются для достижения этой цели, часто диаметрально противоположны, а иногда и взаимоисключающи. Технический прогресс, в частности такие нововведения, как производство синтетических материалов, бурное развитие автомобильного транспорта, реактивной техники, химических препаратов для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур и т. п., имеет закономерные и положительные цели. Отрицательным является только то, что при этом часто игнорируются побочные действия этих нововведений, которые в условиях индустриализации и урбанизации пагубно отражаются на живой природе, а вместе с тем и на здоровье человека.

Идеи охраны природы в процессе своего развития претерпевают значительные изменения. Охрана природы в духе Ж. Ж. Руссо была идеей скорее романтической, чем научной. Такое понимание сохранялось продолжительное время, вплоть до конца XIX в. Следует заметить, что в охране природы до сих пор сохранился романтический дух, но только в несколько ином понимании — в представлении об естественной, органической эмоциональной связи человека с живой природой, продуктом развития которой он является.

Научный взгляд на охрану природы тесно связан с именем Гумбольдта, назвавшего одно редкое дерево в Венесуэле «памятником природы». Этим термином Гумбольдт как бы предначертал путь к осуществлению охраны редких ботанических объектов, в том числе отдельных видов растений. Сегодня редкие растения требуют и заслуживают не

[1] Сокращенный доклад, прочитанный на годичном собрании Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», состоявшемся в Киеве 30 III—2 IV 1971 г.

меньшей охраны, чем самые ценные памятники истории и архитектуры, так как последние человек нередко в состоянии воссоздать, а уничтоженные виды растений, очевидно, никогда.

На ранней стадии своей эволюции человек не задумывался над тем, к каким результатам может привести выжигание лесов, интенсивный выпас скота и тому подобные действия в первую очередь потому, что изменения естественной среды под влиянием его деятельности существенно не отражались на естественных ресурсах. На первом этапе развития человека его влияние на природу было незначительным по сравнению с масштабами биосферы. Но это время закончилось с изобретением парового двигателя. Начиная с XVIII в., когда человек взял на вооружение паровой двигатель и тем самым дал старт промышленной революции, начинается постепенное уничтожение естественной среды, в том числе отдельных видов растений. Постепенно каждое техническое нововведение усиливало давление «пресса» человека на растительный покров. Если в прошлом изменения растительного покрова обусловливались климатическими, геологическими, почвенными и другими естественными факторами, то в исторический период по мере технического прогресса все большее влияние оказывает антропогенный фактор.

За последние 100 лет, и особенно в XX в., человек становится таким же неотъемлемым фактором изменения растительного покрова, как климат, почвы и т. п. Разница заключается, однако, в том, что воздействие человека является более интенсивным во времени (рубки, пожары, мелиорация, строительство, выпас скота и т. д.), чем упомянутые природные факторы.

Влияние человека на растительный покров может быть прямым и косвенным. В настоящее время наиболее разрушительным является последний фактор в связи с его интенсивностью, продолжительностью действия и территориальной протяженностью его влияния. Для измерения величины антропогенного изменения фитоценозов Сукоп (Sukopp, 1969) разработал и предложил международную шкалу Яласа с 4 градациями по убыванию изменений.

В эпоху технического прогресса нет недостатка ни в знаниях, ни в возможностях, чтобы за непродолжительное время уничтожить или нанести непоправимый вред растительному покрову, являющемуся неотъемлемой частью окружающей нас среды. Например, история использования леса, а на Украине и степей, является убедительной иллюстрацией того, как антропогенный фактор может уничтожить растительный покров любой территории. Ведь сплошные рубки леса, мелиоративные работы, промышленное строительство, создание искусственных морей, химизация сельского хозяйства и некоторые другие мероприятия осуществляются одновременно на значительных территориях и во многих промышленно развитых странах нашей планеты. Растительный покров, таким образом, является зеркалом, в котором отражается отношение человека к природе.

До сих пор «успехи» промышленности измеряются лишь экономической эффективностью. Такие факторы, как загрязнение воды и воздуха, изменение ландшафта, уничтожение растений и т. д. не учитываются. Нельзя отрицать того, что технический прогресс достиг сегодня больших успехов. Но это лишь с определенной точки зрения, так как конечные результаты технических «побед» сегодня еще трудно предусмотреть. Известно много примеров, когда в результате хищнического использования природных ресурсов начались необратимые процессы ветровой эрозии почв. Это раньше всего произошло в США. В настоящее время здесь интерес к охране природы значительно возрос.

В промышленных странах Европы наибольший урон природе нанесен горными разработками и загрязнением природной среды промышленными отходами. Если в XIX в. это расценивалось как неизбежные «побочные явления» технического прогресса, то сегодня загрязнение среды и уничтожение растительного покрова приняли угрожающий характер. Строительство искусственных морей и гидроэлектростанций часто при-

водит к нарушению водного баланса сопредельных территорий, что отрицательно сказывается на условиях существования дикой флоры.

Переход на строительство тепловых электростанций был положительно встречен сторонниками охраны природы. Но и ТЭС создали новую проблему — загрязнение воздуха. Как отмечает Бахтольд (Bachtold, 1970), высокая концентрация отработанных газов вызвала смерть около 4000 человек во время смога в Лондоне в 1952 г. В 1970 г. во Франции состоялась европейская конференция по проблемам загрязнения, на которой было признано, что загрязнение воздуха происходит главным образом от автомобилей — до 60%.

Представитель Австрии сообщила, что (как показали исследования группы австрийских специалистов) одним из самых эффективных средств очищения воздуха является озеленение городов.

По инициативе ЮНЭСКО в 1972 г. в Стокгольме состоится Международная конференция по контролю над загрязнением окружающей среды. Это событие оживленно обсуждается на страницах мировой печати — специальной и общей. Приводятся примеры мероприятий, осуществляемых в связи с годом охраны природы, каким был объявлен 1970 год. Например, Министерство культуры Франции учредило премию Бюффона, которая ежегодно будет присуждаться за научную и литературную работу о взаимоотношении между природой и человеком либо за организационную работу по охране природы. В Швеции запрещено применение ДДТ. В Швейцарии, например, сотни сельскохозяйственных предприятий отказываются от искусственных удобрений в пользу органических и не используют пестициды. Специалисты многих стран считают, что химическая борьба с вредителями сельского хозяйства проиграна. В деловых кварталах Стокгольма прекращено движение частных автомобилей.

Подобные явления особенно опасны в индустриальных и густонаселенных районах и почти во всех крупных городах мира, так как все бо́льшие территории превращаются в мусорные свалки. В этом отношении небезынтересными являются данные исследования Службы по охране чистоты дорог американской организации «Сохраним Америку прекрасной», приведенные в журнале «Journal Soil and Water Conservancy» (1969, 24, № 6). Установлено, что каждый американский водитель машины в среднем ежемесячно оставляет на дорогах 1304 единицы мусора (около 16 тыс. единиц в год). По данным Института Гэллапа, мужчины мусорят в 2 раза больше, чем женщины, люди в возрасте 21—35 лет — в 2 раза чаще, чем в возрасте 35—49 лет, и в 3 раза чаще, чем достигшие 50 лет. Члены больших семей мусорят чаще, чем малосемейные, и жители сельской местности чаще, чем горожане.

Не случайно, по общему признанию специалистов, проблема охраны природы в настоящее время перерастает из области биологической в социальную. Такие заболевания, как злокачественные новообразования, заболевания нервной и сердечно-сосудистой системы, органов пищеварения и другие, связаны с нарушением естественной среды. Раздаются голоса врачей о так называемых «болезнях цивилизации». Данек (Daněk, 1968) относит к ним уменьшение сопротивляемости организма под влиянием загрязнения среды и превышения границ психической приспособляемости. Профилактикой этих болезней, по мнению автора, является активный восстановительный отдых в природе, в обстановке естественных, не влияющих отрицательно на психику человека ландшафтов. Появилась своеобразная смежная с общей гигиеной область «рекреалогия» — наука об отдыхе.

Известный специалист в области охраны растительного покрова Шафер (Szafer, 1969) в одной из последних своих работ отмечает, что в настоящее время сложилась очень серьезная ситуация с насекомыми-опылителями в связи с отравлением атмосферы и почв промышленными выбросами, ростом численности некоторых насекомоядных птиц из-за резкого падения численности пернатых хищников, а главным образом

вследствие широкой хаотической химизации и в первую очередь химизации сельскохозяйственных угодий. Повсеместное бессистемное применение пестицидов привело к исчезновению многих насекомых-опылителей. Например, в Мексике по этой причине иногда приходится заменять естественные формы опыления специально обученными людьми, производящими искусственное опыление на плантациях ванили.

В этой связи автор отмечает, что трудно подсчитать действительные потери на полях сельскохозяйственных культур в связи с недостаточной изученностью биологии опылителей и опыляемых ими растений. Однако даже грубая прикидка показывает, что экономические потери во всех отраслях растениеводства чрезвычайно велики, хотя они лишь в слабой мере отражают биологический вред, причиняемый сообществам в результате разрушения сложившихся естественных связей между опылителями и растениями.

В условиях быстрого технического прогресса первостепенное значение приобретает сохранение биологического разнообразия, поскольку, как отмечает Эрц (Erz, 1970), многообразие обеспечивает природное равновесие. Человек же своим вмешательством постоянно нарушает это равновесие. Учитывая вышеупомянутые тенденции, можно ожидать, что и в ближайшем будущем нагрузка на биосферу будет увеличиваться (плотность населения на единицу площади во всех европейских странах возрастает, все новые площади земель изымаются под строительство и т. д.).

Этот «пресс» сказывается на редких видах растений. Если мы сегодня еще не можем точно назвать цифру, касающуюся видов растений, то в отношении животных такие данные уже имеются. Сейчас каждые 8 месяцев на земле исчезают 1 вид млекопитающих и 1 вид птиц. 40 лет назад это происходило каждые 3 года. На земле около 600 видов птиц и млекопитающих находятся под угрозой вымирания. Напрашивается вывод, что для обеспечения биологического многообразия необходима охрана отдельных растительных сообществ и редких видов.

Среди всех организмов растения — наиболее беззащитные существа перед бурным развитием технического прогресса. Растения наименее подвижны, лишены самозащиты, у них ограничен выбор новых местообитаний для успешного воспроизведения себе подобных. Степень приспособляемости или пластичности многих видов неадекватна темпу изменения условий их существования. Такие виды постепенно исчезают из состава флоры той или иной территории.

Исчезновение отдельных видов растений обусловливается чаще всего уничтожением их биотопов, в частности осушением болот, сплошной рубкой леса, промышленным строительством, затоплением территории и т. п.

Редкие виды растений, требующие охраны, представляют значительную научную и практическую ценность. Большая роль принадлежит растениям-индикаторам почвы. Например, волчеягодник *Daphne mezereum* L., *Hepatica nobilis* Gars., *Lilium martagon* L. и некоторые другие виды свидетельствуют о богатых минеральными элементами почвах с хорошо разложившимся гумусом. И, наоборот, большинство видов *Lycopodium, Drosera, Ramischia* и некоторых других являются показателями бедных и кислых почв. На бедность или отсутствие извести в почве указывает *Arnica montana* L., *Primula vulgaris* Huds., некоторые представители орхидных. Многие виды являются индикаторами микроэлементов, благородных металлов и т. д.

Изменения видового состава флоры отрицательно сказываются как на интерпретации фактов такими дисциплинами, как хорология, филогения, экология, так и на чисто прикладных аспектах ботанической науки.

Многие вопросы филогении, систематики и географии растений не были бы решены с достаточной полнотой, если бы систематики и фитогеографы не имели в своем распоряжении всего разнообразия видового

состава флоры. Ареалы растений все в большей мере служат основой для планирования хозяйственного использования территории, санитарно-курортного планирования и т. д.

Наибольшая опасность угрожает растениям в густозаселенных странах с высоким уровнем индустриализации и урбанизации. В Бельгии, например, из 1300 видов сосудистых растений, произраставших в середине XIX в., целиком исчезли 59 видов. В ближайшее время их судьбу разделит еще 71 вид, а ареал еще 151 вида настолько сократился, что нетрудно предусмотреть, к чему это прведет в недалеком будущем (Delvosalle и др., 1969).

В Голландии по состоянию на 1956 г. недосчитывалось 51 вида сосудистых растений, исчезнувших полностью, 288 видов находились под непосредственной угрозой исчезновения, а 95 видов — исчезновения в более отдаленной перспективе. Общий итог равняется 33% от видового состава флоры этой страны (Westhoff, 1956, — по: Корнась, 1971), а по другим данным — 46%.

В Швейцарии в кантоне Ааргау в результате осушения болот из 1300 видов растений в XX в. исчезли 208 (Burckhardt, 1966).

На Украине нарушение экологического и флористического равновесия, изменение флоры, биогеоценозов в целом происходит неменьшими темпами, чем в остальных странах. Вследствие распашки степей, выпаса скота и неправильных приемов заготовок состояние природных запасов многих лекарственных и плодоягодных растений не может не вызывать тревогу. На Украине только Укоопсоюз заготавливает ежегодно около 5 тыс. тонн лекарственно-технического сырья.

В Карпатах за последние несколько лет объем рубок леса сократился, в связи с этим заметно сократились и площади зарослей малины *Rubus idaeus* L., ежевики (*R. caesius* L., *R. hirtus* Waldst. et Kit.), черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и т. д. Но несмотря на это, планирующие организации УССР с каждым годом увеличивают объем заготовок продукции упомянутых плодо-ягодных культур.

Не намного лучше положение и с рядом других видов, особенно с ранневесенними декоративными. Так, например, из окрестностей Киева исчезли *Colchicum autumnale* L., *Linnaea borealis* L., *Galanthus nivalis* L. (сегодня ареал его отодвинулся от Киева на запад на 45—50 км), *Ophioglossum vulgatum* L., *Botrychium lunaria* Sw., некоторые представители орхидных. Все эти виды собирались ботаниками в 30—40-е годы; после этого никому из флористов они на глаза не попадаются. На всей Украине в последние годы, очевидно, полностью исчезла *Marsilea quadrifolia* L., ибо там, где этот вид встречался в 1966 г., в 1970 г. его уже отыскать не удалось. На грани исчезновения на Украине находится *Cypripedium calceolus* L., а в Крыму, по данным Ю. А. Лукса (1970), этот вид исчез в самое последнее время. Уже много лет ботаниками не фиксируется произрастание *Tulipa callieri* Hal. et Lév. в окрестностях Судака в Крыму; *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Lycopodium inundatum* L. в Закарпатье исчезли полностью в результате осушения сфагнового болота.

Всего на Украине под угрозой полного исчезновения находится 130 видов, в менее опасном положении 57 видов, т. е. около 5% всего видового состава флоры.

Сегодня во многих промышленно развитых странах создаются комиссии, общества, клубы и т. д., в основе деятельности которых лежит охрана растительных сообществ и отдельных видов. Такие названия статей и организаций, как «Вымирание флоры Великобритании», «Сохраним Америку прекрасной», или заявление о том, что цивилизации угрожают пространственная монотонность, оскудение видов и сортов, говорят сами за себя.

Сознавая свой моральный долг — сберечь жизнь всем существам от мельчайших микроорганизмов и водорослей до гигантских деревьев, невзирая на их «полезность» или «вредность», ботаники многих стран уже

давно подняли свой голос в защиту исчезающих видов растений. Первые акты по охране отдельных видов природной флоры относятся к прошлому веку, когда в Швейцарии в 1878 г. был впервые взят под государственную охрану *Leontopodium alpinum* Cass., несколько позже *Cypripedium calceolus* L., *Taxus baccata* L., *Drosera rotundifolia* L. и др. Движение за охрану редких и исчезающих видов растений приобретает широкий размах в послевоенный период. В 50-х годах текущего столетия почти во всех европейских странах появляются законодательные акты, берущие под охрану редкие и исчезающие виды: в ГДР в 1955 г. (108 видов), в Чехословакии в 1957 г. (100 видов полностью и 8 частично), в Польше в 1957 г. (85 видов), в Болгарии, в Румынии и других странах. В СССР специальные постановления, берущие под охрану редкие и исчезающие виды растений, приняты, как известно, в отдельных республиках — Литовской, Эстонской, Белорусской, в Молдавии.

На Украине Институтом ботаники и Украинским ботаническим обществом подготовлен список редких и исчезающих растений, принятый Государственным комитетом Совета Министров УССР по охране природы в качестве основы для соответствующего законодательного акта. Список насчитывает 187 видов сосудистых растений.

Состояние охраны растений в каждой стране имеет свои традиции и национальные особенности. В настоящее время растения лучше всего охраняются в ФРГ, Австрии, Швейцарии, Польше, Чехословакии и ГДР (Duffey, 1969).

Специальные научно-исследовательские институты охраны природы имеют Великобритания, Нидерланды, Польша и некоторые другие страны. Крупнейший из них — институт «Охраны природы» (Nature Conservancy) в Великобритании, в штате которого насчитывается 521 человек. В других странах природоохранную работу осуществляют университеты и другие организации.

Наибольшей опасности во всех странах подвергаются плауновые (Meusel, Helmmerling, 1969) и особенно орхидные (Meinunger, 1969; Militzer, 1969; Stapperfenne, 1969). Это объясняется в первую очередь загрязнением почвы сточными водами и внесением искусственных удобрений. В ГДР при Институте краеведения и охраны природы в 1962 г., а в Чехословакии в феврале 1968 г. при Ботаническом обществе (Procházka, 1968) учреждены специальные комиссии (или рабочие группы) по охране орхидных. Рабочая группа в ГДР имеет свой печатный орган. В рамках Международного союза по охране природы (МСОП) учреждена Комиссия «Службы вымирания». Ее задачей является регистрация всех видов диких растений, которым грозит опасность вымирания, и сбор всей доступной информации о них (Fisher, 1966).

Если мы сегодня еще не можем точно указать число исчезнувших видов флоры того или другого района, то это, по-видимому, только потому, что у нас этому вопросу уделяется недостаточно внимания. Но при разработке и обосновании прогнозов на будущее мы не можем не принимать во внимание общих тенденций и закономерностей, вытекающих из изменений флоры за последние 50 лет. Важна критическая оценка изменений флоры под влиянием технического прогресса в других странах, а также в отдельных районах нашей страны с наиболее ярко выраженными процессами индустриализации и урбанизации — на Украине, Урале, в Поволжье, в приморских районах Кавказа, на территориях вокруг крупных промышленных центров (Тарчевский, 1970). Данные об этих изменениях могут служить наглядным примером и моделью для сравнительных исследований изменений флоры.

В эпоху технического прогресса нет такой деятельности человека, которая не была бы сопряжена прямо или косвенно с изменением флоры. Как правило, изменеяия происходят в двух направлениях: 1) уничтоже ние прежде всего видов со специфическими ограниченными экологическими нишами и менее пластичных, а также хозяйственно ценных видов (декоративные, лекарственные, технические и т. п.); 2) заметная экспан-

сия сорных видов, менее требовательных к условиям произрастания и обладающих большей экологической пластичностью.

Распространению сорных видов способствует, а в будущем этот фактор приобретет еще большее значение, увеличение плотности населения, интенсивное развитие экономических связей и сообщений между государствами и материками, интенсификация сельского хозяйства, торговли и т. д. Так, по данным Литцлера (Litzler, 1967), в Эльзас только с необработанной шерстью занесено 60 видов растений с других материков. Массовое развитие туризма и охраны природы вызвано одними и теми же социально-экономическими факторами — ростом численности населения, индустриализацией, ростом крупных городов (Alfier, 1966).

Существенным моментом в разработке мероприятий по предотвращению нежелательных изменений окружающей среды является своевременное выявление источника отрицательного влияния на растительный покров. В противном случае разрыв во времени между масштабом убытков, наносимых растительному покрову техническим прогрессом, и научным обоснованием мер по защите от вредных изменений увеличивается. Причиной этого разрыва является прежде всего то, что вред отдельных влияний на растительный покров и среду в целом часто обнаруживается только тогда, когда источник этого вреда уже давно функционирует. Сегодня, по мнению экспертов европейских стран, разработка мероприятий по охране природы и их осуществление на практике отстают от появления первоисточника вредных влияний на 10 лет и более.

Первоочередной задачей в охране растительного покрова является разработка теории, дающей ключ к прогнозированию возможных изменений окружающей среды, а также разработка принципов и норм правильного комплексного использования растительных ресурсов в будущем. Несомненно, что среди многочисленных специалистов первостепенная роль в этом деле должна принадлежать систематикам, фитохорологам, экологам.

В общей системе охраны растительного покрова важное значение имеют формы и методы охраны отдельных видов растений. Но практическая реализация любой ее формы может осуществляться только на основе юридического акта, берущего под охрану конкретные виды природной флоры СССР с перечнем их названий и районов, на территории которых они подлежат полной охране.

Программа организации охраны всех ботанических объектов на территории СССР и основные направления этой работы детально разработаны и обоснованы Е. М. Лавренко и А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1969).

Наиболее эффективной формой охраны видов являются заповедники, заказники, национальные парки и отдельные памятники природы, но при условии наличия соответствующего закона, имеющего сферу действия и за пределами упомянутых территорий.

Ботанические сады только частично могут обеспечить охрану видов растений, так как они не в состоянии искусственно создать все разнообразие экологических условий одновременно для нескольких сот видов. В этой связи можно только присоединиться к мнению Е. М. Лавренко (1963) о том, что надлежащую охрану отдельных видов растений в ботанических садах организовать невозможно. Гораздо эффективнее и рентабельнее охранять флористический фонд в естественных условиях, в частности в заповедниках, заказниках или на отдельных участках.

Наступило время переходить от пропаганды идей охраны растительного мира к осуществлению конкретных мероприятий — разработке научных основ охраны видов растений. Первым шагом в этом направлении является выявление всех видов, требующих охраны в каждом конкретном районе, составление карт ареалов их распространения и научное обоснование необходимости охраны каждого ботанического объекта, его научного и практического значения не только сегодня, но и в будущем. Существенным моментом является привлечение внимания

широкой общественности к важности и актуальности охраны растительного покрова как существенного компонента окружающей среды и, прежде всего, технических и административных работников. От последних зачастую зависят многие организационные вопросы охраны природы.

Важная роль в деле охраны окружающей среды отводится молодежи, так как, по выражению американского эколога Бэкера (1970), сегодняшняя молодежь — это представители первого поколения, в костях которого имеется стронций 90, а в тканях организма ДДТ.

ЛИТЕРАТУРА

Бэкер Л. (1970). День земли матери. Журн. Америка, 170. — Дорст Ж. (1968). До того, как умрет природа. — Дювиньо П. и М. Танг. (1968). Биосфера и место в ней человека. — Комендар В. И. (1966). Свидовецкий заповедник. В кн.: Карпатские заповедники. — Кондратюк Є. М. (1960). Дикоростучі хвойні України. — Котов М. І. (1965). Зміни у флорі та рослинності УРСР за останнє століття під впливом господарської діяльності людини. В кн.: Материали III з'їзду Укр. бот. т-ва. — Корнась Я. (1971). Сучасні антропогенні зміни у флорі Польщі. Укр. бот. журн., т. XXVIII, 2. — Лавренко Е. М. (1963). Человек и флора. Природа, 12. — Лавренко Е. М. и А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1969). Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов. Бот. журн., 54, 8. — Лукс Ю. А. (1970). Перспективность интродукции орхидей Крыма из природных местообитаний в культуру. Тр. Никитск. бот. сада, XLIII. — Рубцов Н. И., Л. В. Махаева, М. С. Шалыт и И. Н. Котова. (1964). Растительный мир. В серии «Природа Крыма». — Стойко С. М. (1966). Заповідники та памятки природи Українських Карпат. — Тарчевский В. В. (1970). О выделении новой отрасли ботанических знаний — промышленной ботаники. В кн.: Растительность и промышленное загрязнение. — Флора СССР. (1934—1964), I—XXX. — Флора УРСР. (1938—1965). I—XII. — Чопик В. І. (1970а). Рідкісні рослини України. — Чопик В. І. (1970б). Наукові основи охорони рідкісних видів флори України. Укр. бот. журн., XXVII, 6. — Эйхвальд К. Ю. (1960). Охрана редких объектов флоры Эстонии. Бюлл. охр. природы и заповедн. дело в СССР, 5. — Alfier D. (1966). La protection de la nature dans régions méditerranéenns bénéficiant d'une rapide extension touristique. Schweis. Naturschutz, 32, 3. — Aronson R. (1970). The pollution panic hits Europe. Mach. Des., 42, 11. — Arvill R. (1967). Man and environment. Crisis and the strategy of choice. — Bachtold J. (1970). Technik und Naturschutz Natur- und Nationalparke, 8, 29. — Bartsch A. (1969). Zur einstigen und heutigen Verbreitung einiger Orchideenarten im Halberstädter Florengebiet. Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch, 9, 3—4. — Bauer L., H. Weinitschke. (1964). Landschaftspflege und Naturschutz. — Blum M. E., K. Mantel. (1969). Landschaftsschutzrecht im westlichen Europa. — Borriss H. (1969). Aufgaben und Perspektiven der Biologie. Naturschutzarb. Mecklenburg, 12, 2—3. — British flora in extinction. (1969). Nature, 223, 5213. — Burckhardt D. (1966). Tuhn wir genug für den Schutz der Landschaft? Schweiz. Naturschutz, 32, 3. — Burckhardt D. (1969). Aus der Geschichte des Naturschutzen in der Schweiz. Schweiz. Naturschutz, 35, 6. — Conservation in the news. (1969). Journ. Soil a. Water Conserv., 24, 6. — Daněk K. (1968). Prevence civilizačnich nemoci a ochrana přirody. Českosl. ochr. přirody, 7 : 65—75. — Delvosalle L., F. Demaret, I. Lambinon, A. Lawalrée. (1969). Plantes rares, disparues ou menacées de disparition en Belgique: l'appauvrissement de la flore indigène. Min. Agricult., Service Rés. Natur. Doman. et Conserv. Nat. Frav., 4. — Duffey E. (1969). Wildlife conservation in Europe. Handb., 1969 and 52-d Ann. Rept., 1968. Soc. Promot. Nature Reserves. — Dupas R. (1970). Aspects économiques de la lutte contre la pollution atmosphérique. «Chal. et clim.», 35, 412. — Erz W. (1970). Naturschutz im nächsten Jahrzehnt. Natur und Landschaft, 45, 1. — Evrard J. C. (1967). Quelques plantes de Scandinavie rares, relictuelles ou inconnues en France. Bull. Soc. Bot. Nord France, 20, 1. — Falinski J. B. (1969). Neofity i neofityzm. Ekol. polska, 15, 4. — Fischer W. (1967). Die Türkenbundlilie und ihr Schutz in Brandenburg. Geschützte Pflanzen Brandenburgs (2). Naturschutzarb. Berlin und Brandenburg, 3, 1. — Fischer J. (1966). The survival service commission. «Animals», 9, 3. — Gawlowska J. (1969). Ginie jedyne stanowisko endemicznego gatunku warzuchy polskiej. Chrońmy przyr. ojcz., 25, 6. — Heltmann H. (1967). Naturschutz in der Socialistischen Republik Rumänien. Naturschutzarb. Berlin und Brandenburg, 3, 1 : 24—31. — Hendee J. C., R. P. Gale, J. Harry. (1969). Conservation, politics, and democracy. Journ. Soil and Water Conserv., 24, 6. — Hobusch E. (1966). Naturschutz-Resolutionen der UNESCO. Naturschutzarb. Berlin und Brandenburg, 2, 3. — Hrabětová-Uhrová A. (1968). Jazýček kozlimizejici československá orchidej. Ochrana přirody, 23, 4. — Iltis H. H. (1967). To the taxonomist and ecologist whose fight is the preservation of nature. Bioscience, 17, 12. — Fanssen J. (1969). Kostbarkeiten unserer Pflanzenwelt. Ein Streifzug durch die schönsten und merkwürdigsten Pflanzen in Wald, Moor und Wiese. — Ja'vorka S., J. Futa'k, V. Csopodyova. (1959). Kvety lesov a lúk. — Jeanneret W. (1969). Connaissance de la flore neuchateloise et sa sauvegarde. Schweiz. Naturschutz, 35, 6. — Ju-

l i n A. (1970). Industrin och miljövarden. Geogr. notiser, 28, 1. — K a p u n e T. (1967). Das Naturschutzprogramm der UNESCO. Natur- und Nationalparke, 5, 19. — K a z m i e r c z a k o w a R. (1967). Kurs ochrany przyrody na Universytecie Londońskim. Chrońmy przyr, ojcz., 23, 5. — L a d i s p a r i t i o n des forêts dans le bassin méditerranéen. (1965). Rev. bois., 20, 4. — L i t z l e r P. (1967). Plantes importées en Alsace par l'Industrie lainière, Bull. Assoc. philomath. Alsace et Lorraine, 12, 2. — L o h m e y e r H. (1966). Verheerende Folgen der Faunenverfälschung auf den Galâpagos-Inseln. Natur und Landschaft, 41, 7. — L u i k H. (1967). Kümme aastat käidud teed. Eesti loodus, 6. — M e i n u n g e r L. (1969). Die einstige und jetzige Verbreitung einiger Gebirgsorchideen im südlichen Thüringer Schiefergebirge. Wiśnieski. — M e s s e n g e r K. G. (1968). A railway flora of Rutland. Proc. Bot. Soc. Brit. Isles, 7, 3. — M e u s e l W., I. H a e m m e r l i n g. (1969). Die Bärlappe Europas. 9, 3. — M i l i t z e r M. (1957). Geschützte heimische Pflanzen. — M i l i t z e r M. (1969). *Orchis morio*, *Dactylorhiza sambucina*, *Coeloglossum viride*, drei aussterbende Orchideen der Oberlausitz. Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch., 9, 3. — N a c h r i c h t e n. (1970). Natur- und Nationalparke, 8, 29. — N a t u r e a n d m a n. (Lectur. Internat. Congl. «Nature and Man» Amsterdam, 27—30 Apr. 1967). World Wildlife Fund (Netherland Appeal). — N a t u r s c h u t z — in der Sicht eines angesehenen Bankhauses. (1966). Schweiz. Naturschutz, 32, 6. — N u o r t e v a P. (1967). Luonnonsuojelu laajentumassa ihmisen suojeluksi. Suomen luonto, 26, 2. — P r o c h á z k a F. (1968). Pracovni skupina pro studium a ochranu Československých vstavačocovitých. Ochrana přirody, 23. — R o t h m a l e r W. (1961). Exkursions-Flora, Berlin. — R u ž i č k a M. (1965). Krajina ako predmet biologického výskumu. Biologicke prace, XI, 10. — S t a p p e r f e n n e H. J. (1969). Der Rückgang der Verbreitung von *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. in Gebiet der DDR. Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch., 9, 4. — S t e e r e W. C. (1967). Conservation and the preservation of species. Garden Journ. N. Y. Bot. Garden., 17, 3. — S u k o p p H. (1969). Der Einfluss des Menschen auf die Vegetation. Vegetatio, 17, 1—6. — S w i e j k o w s k i L. (1956). Ochrana roslin w Polsce. — S y c h o w a M., K. Z a r z y c k i. (1968). Nasze rosiczki. Chrońmy przyr. ojcz., 24, 2. — S z a f e r W. (1958). Chronione w Polsce gatunui roslin. — S z a f e r W. (1969). Ochrona symbiozy typu kwiat-zwierze, jako postulat ochrany środowiska zycia człowieka. Geogr. szkołe, 22, 4. — W a n d e r u n g durch die geschützte Pflanzenwelt Kärntens. Forts. (1967). Kärnt. Naturschutzbl., 6, 1. — W e s t h o f f V. (1956). De verarming van flora en vegetatie. Vijftig jaar Natuurbescher ming in Nederland. — W h y t e R. O. (1963). The conservation of wild species. Genet. agr., 17, 1. — W i s c h k o n y H. (1969). Über das Vorkommen zweier Orchideen-Arten in der Niederlausitz. Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch, 9, 3—4. — W i š n i e w s k i N. (1968). Orchideenschutz in der DDR und Vorschläge für eine internationale Zusammenarbeit. Vortrag zur J. U. C. N. Tagung.

Институт ботаники
Академии наук УССР,
Киев.

(Получено 14 IV 1971).

SUMMARY

The article presents a survey of publications on the changes in flora and disappearance of certain plant species under the influence of man's activity in the 20th century on the territory of industrially developed countries. Using the example of the Ukraine the negative influence of technical progress on natural vegetation, the disappearance of separate species and their scientific and practical significance are shown, as well as the urgent necessity for their protection by the state. 187 species of vascular plants, which are in the danger of disappearance or of substantial deminishing of their area require individual protection. The necessity of working out a theoretical basis for prognoses of flora changes, protection and use of rare species as objects of investigation of territory, phylogeny, geography and history of flora is stressed.

УДК 581.174.1 : 582.5/.9 : 581.3

Г. Я. Жукова

О ФОРМЕ ХЛОРОПЛАСТОВ ЗАРОДЫША НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПОКРЫТОСЕМЯННЫХ И ЕЕ ЗНАЧЕНИИ

С 4 таблицами рисунков

G. YA. ZHUKOVA. ON THE FORM OF EMBRYO CHLOROPLASTS OF SOME *ANGIOSPERMAE* AND ITS ROLE

Электронномикроскопическое исследование хлоропластов зародышей *Iberis umbellata* DC., *Nelumbo nucifera* Gaertn. и *Tilia platyphyllos* Scop., а также анализ данных автора и литературных сведений показали, что хлоропластам зародышей всех исследованных видов растений свойственны неправильная, амебоидная форма и ее большое разнообразие. На снимках часто наблюдаются глубокие впячивания оболочки в тело хлоропластов. Эти данные противоречат представлению о том, что хлоропласты в отличие от лейкопластов имеют относительно стабильную форму (обычно форму плосковыпуклой или вогнутовыпуклой линзы). Обнаруженные морфологические особенности этих органелл, а также общепризнанные в цитологии положения о значении мембран в осуществлении метаболических процессов клетки дают основания считать, что амебоидная форма хлоропластов зародыша не является следствием их деформации под давлением окружающих скоплений запасных веществ, а представляет собой результат усложнения их формы. Благодаря этому возрастает поверхность внешних мембран, значение которых в тканях зародыша, видимо, увеличивается, так как их хлоропласты не обладают столь мощно развитой внутренней мембранной системой, как фотосинтезирующие хлоропласты мезофилла.

Морфологическая характеристика пластид как при светооптическом, так и электроннооптическом микроскопировании всегда включает описание их формы. Обширные материалы, накопленные в результате многолетних наблюдений, привели исследователей к заключению, что для лейкопластов характерны большая вариабельность и неправильность формы в отличие от хлоропластов, форма которых относительно постоянная, правильная и однотипная. Хлоропласты чаще всего имеют вид плосковыпуклой или вогнутовыпуклой линзы. Такие выводы содержатся не только в целом ряде работ, они вошли и в сводки, обобщающие многочисленные данные о структуре пластид различных растительных тканей (см. Straus, 1953; де Робертис и др., 1962; Гуляев, 1965; Васильев, 1966а; Kirk a. Tilney-Bassett, 1967; Clowes a. Juniper, 1968).

Вместе с тем в литературе последних лет, посвященной электронномикроскопическим исследованиям растительной клетки, круг объектов которых стремительно расширяется, стали появляться данные, свидетельствующие о вариабельности формы и у такой высокоспециализированной категории пластид, как хлоропласты. Эти факты стали выявляться, когда исследователи начали изучать, с одной стороны, некоторые узкоспециализированные клетки и ткани листа, такие, как клетки обкладки сосудистого пучка листа сахарного тростника (Laetsch a. Price, 1969), или трихомы эпидермиса листа *Verbascum thapsus* L. (Мирославов, 1970, 1971), а также, с другой стороны, внелистовые не специализированные к фотосинтезу хлорофиллоносные ткани, например ткани зародыша растений (Orsenigo, 1964; Жукова, 1968, 1969; Klein a. Pollock, 1968; Öpik, 1968).

Подобные сведения заслуживают, на наш взгляд, серьезного внимания. Форма пластид, как и любых других клеточных органелл, является одним из элементов их структурной организации. Изучение же последней, как известно, дает материал к расшифровке скрытых от непосредственного наблюдения процессов функционирования всех клеточных компонентов, включая пластиды. Форма хлоропластов зародыша резко отличается от относительно стабильной линзовидной формы типичного фотосинтезирующего хлоропласта мезофилла. Этот факт нам представляется очень важным в исследованиях функции хлоропластов зародыша хлороэмбриофитов (Yakovlev, 1969; Яковлев и Жукова, 1971).

Нами уже отмечалось ранее (Жукова, 1968, 1969), что хлоропластам почечки зародыша лотоса и семядолей зародыша иберисa зонтичного свойственны складчатость, искривленность оболочки и большое разнообразие формы. Интерпретация такого рода данных отсутствует в известной нам литературе о хлоропластах зародыша, за исключением работы Орсениго (Orsenigo, 1964), о которой будет сказано ниже. Настоящая статья посвящена обсуждению вопроса о своеобразной форме хлоропластов зародыша как одном из показателей особой роли их оболочки в функциональной активности этих органелл.

Материал и методика

Мы исследовали зеленую почечку зародыша *Nelumbo nucifera* Gaertn. (в зрелом семени, на 12-й и 27-й день после распускания цветка) и зеленые семядоли зародыша *Iberis umbellata* DC. и *Tilia platyphyllos* Scop. на различных фазах развития до созревания (зародыш последних двух видов утрачивает зеленую окраску при созревании семени и становится желтоватым).

Материал фиксировался 2%-м раствором OsO_4 по Колфилду и глутаральдегидом (3—6%) с последующей дофиксацией 2%-м раствором OsO_4. Фиксация проводилась на холоду и продолжалась в зависимости от объекта исследования от 6 часов до 1 суток. Материал заливался в первом случае в смесь метакрилатов (по стандартной методике) и во втором — в эпон по Лафту (с модификациями). Срезы были получены на ультрамикротомах системы УМД-5 и LKB с помощью стеклянного ножа. Полученные срезы исследовались под электронными микроскопами Tesla BS-242 и Tesla BS-413.

Результаты и обсуждение

На электронномикроскопических снимках хлоропластов клеток почечки зародыша зрелого семени *Nelumbo nucifera* (табл. I, *а, б*; см. вклейку в конце номера) обращает на себя внимание их форма; она явно отличается от обычной линзовидной формы типичных фотосинтезирующих хлоропластов мезофилла зеленого листа высших растений (табл. I, *в*). Хлоропласты зародыша характеризуются амебоидной формой, большим ее разнообразием и ярко выраженной искривленностью, складчатостью оболочки на всем ее протяжении.

На более ранней стадии развития тех же тканей зародыша также выявляется амебоидная форма этих пластид (находящихся еще в стадии этиопластов) и, кроме того, видны глубокие впячивания их оболочки, заполненные цитоплазменным содержимым. Особенно наглядно это иллюстрируют снимки фрагментов клеток почечки зародыша лотоса, только начинающей зеленеть, точнее снимки паренхимы черешка одного из его двух первых листьев (табл. II, *а, б*). На одном из снимков (табл. II, *а*; см. вклейку в конце номера) виден участок цитоплазмы, со всех сторон окруженный пластидой. Он богат полисомами, телами липидной природы, элементами эндоплазматического ретикулума с прикрепленными к ним рибосомами. Другой снимок (табл. II, *б*) демонстрирует окруженный пластидой участок цитоплазмы, который сохраняет

связь с цитоплазмой клетки. Не исключено, что такая связь характерна для всех случаев описываемой здесь изоляции хлоропластами отдельных участков цитоплазмы, которая является, таким образом, не полной. Исчерпывающий ответ на этот вопрос может дать только изучение сериальных срезов целых пластид и статистическая обработка этих данных, что является чрезвычайно трудоемкой работой. Для обсуждения поставленного здесь вопроса интересен сам факт глубоких инвагинаций отдельных участков пластидной оболочки в тело хлоропластов.

Подобные же инвагинации были обнаружены нами и в хлоропластах семядолей зародыша *Tilia platyphyllos* (табл. II, *в*, *г*). Как и у зародыша *Nelumbo nucifera,* на срезах хлоропластов зародыша липы часто прослеживается связь погруженных в их тело участков цитоплазмы со всей цитоплазмой клетки.

Хлоропласты зародыша *Iberis umbellata* также не имеют правильной линзовидной формы (табл. II, *д,* III, *а—в*; см. вклейку в конце номера). На их срезах, правда, не удалось обнаружить глубоких впячиваний оболочки. Однако выявились некоторые интересные и своеобразные детали их морфологической организации (табл. III, *а*), о которых речь будет ниже.

Как показывает анализ литературных данных, те же черты — амебоидная форма и складчатость оболочки — свойственны хлоропластам зародыша еще двух видов покрытосемянных — *Phaseolus lunatus* (Klein a. Pollock, 1968) и *Ph. vulgaris* (Öpik, 1968). Следовательно, эти черты характеризуют хлоропласты зародыша всех исследованных до сих пор объектов.

Как было отмечено выше, данные об амебоидной форме хлоропластов ряда растительных тканей уже находятся в поле зрения цитологов. Хлоропласты нетипичной формы обнаружены в клетках обкладки сосудистого пучка листа сахарного тростника (Laetsch a. Price, 1969) и в клетках трихом эпидермиса листа *Verbascum thapsus* (Мирославов, 1970, 1971). Они свойственны листьям пластидных мутантов *Helianthus annuus* (Walles, 1965, 1966), *Epilobium hirsutum* (Anton-Lamprecht, 1966) и *Oenothera* (Dolzmann, 1968). Резкие изменения формы хлоропластов происходят и в некоторых экспериментальных условиях, например при помещении листа на 1—2 часа в атмосферу, содержащую 1% NO_2 (Dolzmann u. Ullrich, 1966). Наконец, выяснилось, что хлоропласты амебоидной формы свойственны хлорофиллоносным тканям зародышей *Citrus nobilis×C. aurantium amara pumila, Iberis umbellata, Nelumbo nucifera*, *Phaseolus lunatus*, *Ph. vulgaris*, *Tilia platyphyllos.* Объяснения этому явлению приводятся самые разнообразные. Лэч и Прайс (Laetsch a. Price, 1969) ограничиваются замечанием, что необычная форма хлоропластов в некоторых тканях может рассматриваться как показатель их способности к амебоидному движению. Е. А. Мирославов (1971) считает, что «столь существенная разница в организации хлоропластов клеток трихом эпидермиса и мезофилла листа *Verbascum thapsus* связана, очевидно, и со значительными различиями в их функциональной деятельности». Мэйли и Уайлд (Maly u. Wild, 1956), Уоллес (Walles, 1965, 1966) и Антон-Лампрехт (Anton-Lamprecht, 1966) видят в таком своеобразии формы хлоропластов исследованных ими объектов один из показателей начала дегенеративных процессов. А Дольцман (Dolzmann, 1968), попытавшийся обобщить все известные ему факты такого рода, подчеркивает, что хотя инвагинации оболочки в теле хлоропластов неоднократно описывались в последние годы, значение этих модификаций формы неясно.

Вопрос о значении неправильной формы хлоропластов представляется достаточно сложным. Отклонения от типичной линзовидной формы в ряде случаев отмечены и у хлоропластов мезофилла. Достаточно вспомнить встречающиеся в цитологической литературе разных лет картины щупальцевидных выростов и тяжей так называемого перистрома хлоропластов (см. Sprey u. Weinert, 1966), связываемые авторами с их размно-

жением путем почкования. Столь же интересны данные кинофотомикрографического исследования хлоропластов живых клеток мезофилла (Wildman и др., 1962; Wildman, 1967), показавшие их способность образовывать длинные тонкие выросты. Эти данные легли в основу высказанного авторами предположения о двухфазной организации хлоропластов, одна из фаз которых, эквивалентная строме, является подвижной.

Анализ всех этих материалов чрезвычайно затруднен из-за их методической неоднородности. При обработке для микроскопирования хлоропласты испытывают воздействие различных химических агентов, при киномикрофотосъемке — действие яркого освещения. Кроме того, сами объекты исследования часто представляют собой несравнимый в генетическом отношении материал.

Амебоидность формы хлоропластов зародыша, как правило, не объясняется, а только констатируется. При описании тонкой структуры клеток развивающихся семян *Phaseolus lunatus* (Klein a. Pollock, 1968) авторы много внимания уделили форме хлоропластов их семядолей. Большой интерес представляет их наблюдение — ярко выраженное изменение формы хлоропластов зародыша при переходе от одной к другой стадии его развития. В семядолях молодого зародыша, содержащих 80—85% воды, имеются два морфологических типа пластид — с крахмальными зернами и без них. Для хлоропластов без крахмальных зерен характерны неправильные амебоидные очертания. К концу стадии созревания (содержание воды снижается до 60%) эти хлоропласты постепенно становятся округлыми и приобретают колоколообразную или шарообразную форму. В них часто встречаются инвагинации. К сожалению, авторы ограничились лишь описанием этих фактов без какой-либо их трактовки.

При попытке интерпретации неправильной формы и ее разнообразия у хлоропластов зародышей покрытосемянных прежде всего встает следующий вопрос: не является ли такая форма результатом деформации этих органелл под давлением окружающих их скоплений запасных веществ; ведь речь идет о хлоропластах, дифференцирующихся в тканях, основной функцией которых является запасающая. Именно такое объяснение дал Орсениго (1964) неправильной форме хлоропластов, которую он обнаружил в клетках зародыша зрелого семени *Citrus nobilis*×*C. aurantium amara pumila*. Но если такое объяснение напрашивается при анализе снимков клеток семядолей зрелого семени, то оно уже не может нас удовлетворить при изучении тех же тканей на более ранней стадии развития (см. табл. II, *а, б*); в это время количество запасных веществ еще не очень значительно, однако форма дифференцирующихся хлоропластов уже носит ярко выраженный амебоидный характер. Даже в клетках зародыша зрелого семени можно наблюдать сильную искривленность контура тесно прижатых друг к другу хлоропластов, которую нельзя объяснить только ограниченностью пространства и одной лишь механической деформацией. Не меньше оснований предположить, что такие картины обусловлены тесным контактом хлоропластов друг с другом. Следует учесть также, что вокруг этих групп хлоропластов имеется достаточно «свободного» пространства для более равномерного распределения их в цитоплазме клетки. Кроме того, такие же группы тесно сближенных хлоропластов можно наблюдать и на более ранней стадии развития. Наконец, трудно признать решающим фактором формообразования структур живой системы механическую деформацию.

Несомненно, остается еще опасность принять за естественную форму хлоропластов зародыша артефакты фиксации. Но и против этого возражения могут быть приведены некоторые аргументы: 1) амебоидная форма хлоропластов зародыша наблюдается при различных способах фиксации (*Nelumbo nucifera* — OsO_4 по Колфилду — табл. I, *а* и глутаральдегид с дофиксацией осмием — табл. I, *б*; *Phaseolus lunatus* — глутаральдегид с дофиксацией осмием; *Citrus* — $KMnO_4$); 2) при одном и том же способе фиксации форма хлоропластов зародыша и листа у ло-

тоса различна — у листа хлоропласты типичной для этих органелл линзовидной формы (табл. I, *в*).

Таким образом, имеются основания рассматривать описываемую здесь форму хлоропластов зародыша исследованных покрытосемянных не как результат механического воздействия окружающих их тел или как следствие фиксации, а как результат усложнения их формы. В чем значение этого явления? Совершенно очевидно, что благодаря амебоидной форме, обусловленной многочисленными глубокими инвагинациями пластидной оболочки в тело хлоропластов, а также вследствие образования складок и лопастей происходит значительное увеличение поверхности мембран оболочки. Известна большая роль полиморфных цитоплазматических мембран как структур, в которых локализованы различные ферментные системы, в реализации метаболических процессов клетки. «Одно из самых значительных достижений последних лет — отмечает Ленинджер (1966 : 38) — это открытие того факта, что клеточные мембраны не являются просто инертными оболочками, а содержат макромолекулярные „наборы“ специфических ферментов». Это дало основание многим авторам видеть прямую связь между увеличением поверхности мембран различных клеточных органелл и активизацией их синтетической деятельности. Такая зависимость отмечена у митохондрий (Грин, 1961; Машанский, 1965), ядра (Öpik, 1965), эндоплазматического ретикулума (Васильев, 1966б, 1969; Грабовская, 1970) и плазмалеммы (Данилова и др., 1968; Мирославов, 1970). При этом увеличение поверхности мембран происходит не только за счет возрастания количества тех или иных органелл в клетке, но и благодаря образованию дополнительных инвагинаций отдельных участков мембран. Благодаря своей эффективности и экономичности такой способ увеличения активной поверхности внутриклеточных мембран, возможно, является универсальным. Оболочка различных клеточных компонентов, например ядра клетки, стала в последнее время предметом серьезного внимания цитологов. Оказалось, что в мембранах ядерной оболочки сосредоточены окислительные системы и энергетические механизмы ядра (см. Збарский, 1969; Збарский и Перевощикова, 1970). Эти факты делают правомерной постановку следующего вопроса: не связаны ли амебоидная форма хлоропластов зародыша и глубокие впячивания их оболочки (а следовательно, значительное увеличение поверхности их внешних мембран) с тем, что эти мембраны принимают на себя большую функциональную нагрузку по сравнению с типичными хлоропластами мезофилла?

Наряду с высказанными общими положениями можно отметить некоторые косвенные показатели возможной специфической активной роли оболочки хлоропластов зародыша в клеточном метаболизме. Такими показателями можно считать следующие особенности ультрамикроскопической структуры хлоропластов зародыша изученных растений.

Прежде всего у хлоропластов зародышей некоторых исследованных видов наблюдается не только увеличение общей поверхности оболочки (т. е. поверхности обеих составляющих ее мембран), но и дополнительное увеличение поверхности внутренней мембраны оболочки за счет образования различных инвагинаций. Разновидностью последних являются ламеллы стромы второго типа в хлоропластах зародыша *Nelumbo nucifera*, охарактеризованные ниже. В хлоропластах зародыша *Phaseolus lunatus* (Klein a. Pollock, 1968) наблюдается исключительно интенсивное образование впячиваний внутренней мембраны, благодаря чему на срезе хлоропласта она приобретает вид бахромы.

При электронномикроскопическом исследовании хлоропластов почечки зародыша зрелого семени лотоса (Жукова и Яковлев, 1966) в них обнаружены ламеллы стромы двух типов: ламеллы, соединяющие плотные пачки дисков, и ламеллы, огибающие эти пачки. Последние образуются в результате инвагинации внутренней мембраны оболочки хлоропласта и находятся с нею в связи (табл. I, *а;* IV, *в;* см. вклейку

в конце номера). Как показало электронннооптическое исследование хлоропластов зародыша лотоса на различных стадиях его развития, ламеллы стромы второго типа способны изменять свое положение в пространстве в пределах хлоропласта. В почечке зародыша недозрелого семени примерно на 27-й день после распускания цветка эти ламеллы занимают положение, строго параллельное оболочке хлоропласта (табл. IV, *а, б*). Такие картины наблюдались при обоих применявшихся нами способах фиксации материала. Эти комплексы мембран обладают довольно большой протяженностью ($\sim 1/4$ окружности среза пластиды). Интересно, что на отдельных небольших участках этих комплексов наблюдается эвагинация оболочки хлоропластов и одновременное искривление в противоположном направлении такого же по протяженности участка параллельной ей ламеллы стромы второго типа (табл. IV, *б*). В хлоропластах зародыша зрелого семени подобных картин наблюдать не удалось. Эти ламеллы отходят от пластидной оболочки и в их расположении внутри хлоропластов какой-либо закономерности уже не прослеживается (табл. I, *а, б*; IV, *в*). Отмеченная временная связь ламелл стромы второго типа с оболочкой хлоропластов в клетках дифференцирующейся почечки зародыша и утрата этой связи в зрелом покоящемся семени, возможно, свидетельствуют о метаболической активности пластидной оболочки, образующей комплекс с этими ламеллами.

В пользу предположения о метаболической активности внешних мембран хлоропластов развивающегося зеленого зародыша свидетельствует также другая интересная особенность его ультрамикроскопической морфологии, а именно — связь хлоропластов с элементами эндоплазматического ретикулума. Как показали новейшие исследования, высокая степень развития эндоплазматической сети, характерная для большинства секреторных клеток животных, свойственна и некоторым растительным тканям. Эта органелла осуществляет главную функцию клеток секреторной системы растений — синтез и выведение веществ секрета как самостоятельно, так и при участии аппарата Гольджи (см. Васильев, 1966б, 1969). Своеобразная форма эндоплазматического ретикулума отмечена в клетках тетрад микроспор кукурузы (Грабовская, 1970), в яйцеклетке хлопчатника (Jensen, 1965). Интересно, что довольно развитая эндоплазматическая сеть наблюдается не только в клетках секреторной системы растений, но и в клетках зародыша покрытосемянных. Имеются указания на то, что наличие нескольких морфологических форм эндоплазматического ретикулума является характерной чертой ультраструктуры клеток зародыша *Pisum sativum*, *Triticum vulgare* (Setterfield и др., 1959; Bain a. Mercer, 1966) и *Gossypium hirsutum* (Engleman, 1966).

Особый интерес представляют данные о наблюдающейся в некоторых случаях связи элементов эндоплазматического ретикулума с пластидами. Такую связь наблюдала Гиббс (Gibbs, 1962) у некоторых водорослей и Кавамату (Kawamatu, 1963) в корневых волосках *Azolla imbricata*. Пластиды их клеток являются слабо дифференцированными хлоропластами с мелкими пачками дисков (до 4 дисков в каждой). У этих пластид имеется двумембранная обкладка; по внешнему виду она представляет собой элемент эндоплазматического ретикулума. Эта обкладка близко примыкает к оболочке пластид и почти целиком их окружает. В клетках женского заростка *Ginkgo biloba* L. (Camefort et Schaeffer, 1965), в эпителиальных клетках вертикальных смоляных ходов первичной коры *Pinus pinea* (Wooding, a. Northcote, 1965), в клетках смоляных ходов развивающейся хвои сибирского кедра (Васильев, 1966б), в клетках-спутниках флоэмы клена (Wooding a. Northcote, 1965), в меристеме глазков клубней картофеля (Marinos, 1967), в клетках эпителия железок зонтичных (Schnepf, 1969)) профили эндоплазматической сети образуют вокруг пластид дополнительную мембранную обкладку из одного или даже нескольких слоев. Интересно, что пластиды сопровождающих клеток смоляных ходов такой обкладки не имеют; также не наблюдается тесной связи эндоплазматической сети с лейкопластами и в клетках смо-

лянных ходов, находящихся в состоянии зимнего покоя. Это позволило А. Е. Васильеву (1966б) высказать предположение о том, что лейкопласты в таком сочетании с эндоплазматической сетью являются местом выработки секрета определенных типов у некоторых видов растений. По мнению Вудинга и Норскота (Wooding a. Northcote, 1965), «связи этого типа между различными органеллами клетки, как вполне может оказаться, играют большую роль в процессах развития клетки, так как они допускают временно контролируемое увеличение уровня синтеза или транспорта веществ». Эти данные позволяют придать особое значение одной из характерных черт ультрамикроскопической организации клеток зеленой почечки зародыша лотоса и зеленых семядолей зародыша липы — связи их хлоропластов с элементами эндоплазматической сети. Многие хлоропласты у них окружены мембранами эндоплазматической сети (табл. I, *а*), часто многослойными (табл. IV, *г*). Такую же картину можно наблюдать и на электронномикроскопических снимках фрагментов клеток семядолей *Pisum sativum* в работе Бэйн и Мерсер (Bain a. Mercer, 1966). Подобные контакты, до сих пор не обнаруженные у хлоропластов мезофилла, могут свидетельствовать об особой роли внешних мембран в функционировании хлоропластов зародыша.

Тесные контакты объединенных в небольшие группы хлоропластов друг с другом (табл. II, *в*), а также с ядром клетки (табл. II, *в*; III, *а*—*в*) или с митохондриями также могут быть интерпретированы как показатель активности их внешних мебран. Эти факты обращают на себя особое внимание в свете проблемы интеграции при выполнении определенных физиологических функций (см. Шабадаш, 1969). По мнению А. Л. Шабадаша, цитохимической основой интеграции в клетках является формирование временных или длительно существующих структурных комплексов — «ансамблей». «Принцип ансамбля» на клеточном уровне выражается в сборке, в объединении стандартизованных «узлов» (например, органелл различного типа, трубок эргастоплазматической сети и т. п.) в лабильную «конструкцию, специализированную для осуществления определенной биологической функции». В работах Шабадаша предлагается концепция гистохимических ансамблей субклеточных структур с участием митохондрий.

Некоторые данные, полученные при изучении хлоропластов зародыша ибериса зонтичного, позволяют рассматривать группы хлоропластов в контакте с ядром не как случайные скопления тел, а как комплексы, активно создаваемые внутри клетки в качестве структурной основы ее жизнедеятельности. У зародыша ибериса в месте контакта отдельных лопастей хлоропластов с ядром наблюдается система определенным образом ориентированных трубочек, мембраны которых отличаются от мембран внутренней ламеллярной системы меньшей электронной плотностью (табл. III, *а*). Мембраны этих трубочек, увеличивающие общую поверхность мембран в месте контактов названных органелл, могут служить как для синтеза, так и для транспорта метаболитов.

Все вышесказанное позволяет рассматривать амебоидность формы хлоропластов зародыша хлороэмбриофитов не как результат их деформации под давлением окружающих скоплений запасных веществ, а как свойственное самим хлоропластам усложнение формы. Это свойство позволяет им увеличивать поверхность внешних мембран, значение которых в этих тканях, видимо, возрастает, так как их хлоропласты не обладают такой мощно развитой внутренней мембранной системой, как фотосинтезирующие хлоропласты мезофилла. За счет образования разнообразных инвагинаций отдельных участков мембран оболочки увеличивается не только площадь активно действующих мембран, но и общая площадь контактов органелл с цитоплазмой. Вместе с достигаемым таким путем увеличением общей поверхности внешних мембран этих органелл возрастает и объем так называемого перипластидного пространства (т. е. пространства между мембранами пластидной оболочки, заполненного лимфоподобной жидкостью, называемой энхилемой), свойства и

значение которого практически еще не изучены. Не исключена важная роль не только мембран пластидной оболочки, но и другого ее компонента — перипластидного пространства в функционировании этих хлоропластов. Это пространство обращает на себя особое внимание в свете последних данных о локализации в оболочке хлоропластов усиков *Pisum sativum* (Sabnis и др., 1970) активности АТФазы. Вполне вероятно, что оболочка хлоропластов зародыша играет особую роль в функциональной активности этих органелл. Она может заключаться не только в трансмембранном транспорте метаболитов, но и в участии в отдельных звеньях сложного метаболизма развивающегося зародыша, а именно в его синтетических процессах. Разумеется, высказанные здесь предположения, основывающиеся главным образом на морфологических данных, нуждаются в дополнительном подтверждении.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1966а). Растительная клетка. В кн.: В. Г. Александров. Анатомия растений. — Васильев А. Е. (1966б). Некоторые особенности субмикроскопической структуры секреторной системы растений в связи с ее функциональным значением. Растит. ресурсы, 2, 3 : 331—340. — Васильев А. Е. (1969). Особенности эндоплазматического ретикулума в выделительных клетках борщевика. Цитология, 11, 3 : 298—307. — Грабовская С. Р. (1970). Некоторые структурные особенности эндоплазматической сети в клетках тетрад микроспор кукурузы. Цитология, 12, 9 : 1095—1099. — Грин Д. (1961). Структура и функция субклеточных частиц. Докл. V Междунар. биохим. конгр.: 3—40. — Гуляев В. А. (1965). Особенности строения растительных клеток. В кн.: Руководство по цитологии, 1. — Данилова М. Ф., А. Е. Васильев и Е. А. Мирославов. (1968). О природе так называемых ломасом и некоторых особенностях поверхности протопласта растительных клеток. Бот. журн., 53, 11 : 1543—1556. — Жукова Г. Я. (1968). Хлорофиллоносность зародыша у покрытосеменных растений. Диссерт. БИН, Л. — Жукова Г. Я. (1969). Электронномикроскопическое исследование хлоропластов зародыша *Iberis umbellata* DC. Тез. докл. VII Всесоюзн. конф. электрон. микроск.: 162. — Жукова Г. Я. (1971). Электронномикроскопические данные об активном состоянии и морфологических особенностях хлоропластов зародыша некоторых *Angiospermae*. Тез. докл. V Всесоюзн. эмбриолог. совещ. — Жукова Г. Я. и М. С. Яковлев. (1966). Электронномикроскопическое исследование хлоропластов зародыша *Nelumbo nucifera* Gaertn. Бот. журн., 51, 11 : 1542—1546. — Збарский И. Б. (1969). Структура и функции ядерной оболочки. Усп. совр. биол., 67, 3 : 323—341. — Збарский И. Б. и К. А. Перевощикова. (1970). Изоляция и химическая характеристика ядерной оболочки. В сб.: Клеточное ядро и его ультраструктуры : 144—155. — Ленинджер А. (1966). Митохондрия. Молекулярные основы структуры и функции. — Машанский В. Ф. (1965). Митохондрии. В кн.: Руководство по цитологии, 1 : 200—218. — Мирославов Е. А. (1970). Субмикроскопическая морфология кроющих трихом *Verbascum thapsus* L. ДАН СССР, 195, 2 : 467—468. — Мирославов Е. А. (1971). Строение хлоропластов трихом эпидермиса листа коровяка. Цитология, 13, 1 : 108—111. — Де Робертис Е., В. Новинский и Ф. Саэс. (1962). Общая цитология. — Шабадаш А. Л. (1969). Роль митохондриальных ансамблей в интеграции физиологических функций. В сб.: Митохондрии. Биохимические функции в системе клеточных органелл : 5—13. — Яковлев М. С. и Г. Я. Жукова. (1971). Хлороэмбриофиты и лейкоэмбриофиты. Тез. докл. IV Московск. совещ. по филогении растений : 53—55. — Anton-Lamprecht I. (1966). Beiträge zum Problem der Plastidenabänderung. III. Über das Vorkommen von «Rückmutationen» in einer spontan entstandenen Plastidenschecke von *Epilobium hirsutum*. Z. Pflanzenphysiol., 54, 5 : 417—445. — Bain J. M. a. F. V. Mercer. (1966). Subcellular organization of the developing cotyledons of *Pisum sativum* L. Austral. Journ. Biol. Sci., 19, 1 : 49—67. — Camefort H. et J. Schaeffer. (1965). Différenciation et organisation des chloroplastes dans le parenchyme foliaire et dans le prothalle femalle, ou endosperma, du *Ginkgo biloba* L. C. R. Acad. Sci. Paris, 260, 23 : 6177—6180. — Clowes F. A. L. a. B. E. Juniper. (1968). Plant cells. — Dolzmann P. (1968). Photosynthese-Reaktionen einiger Plastom-Mutanten von *Oenothera*. III. Strukturelle Aspekte. Z. Pflanzenphysiol., 58, 4 : 300—309. — Dolzmann P. u. H. Ullrich. (1966). Einige Beobachtungen über Beziehungen zwischen Chloroplasten und Mitochondrien im Palisadenparenchym von *Phaseolus vulgaris*. Z. Pflanzenphysiol., 55, 2 : 165—180. — Engleman E. M. (1966). Ontogeny of aleurone graines in cotton embryo. Amer. Journ. Bot., 53, 3 : 231—237. — Gibbs S. P. (1962). The ultrastructure of the chloroplasts of algae. Journ. Ultrastruct. Res., 7, 5—6 : 418—435. — Jensen W. A. (1965). The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton. Amer. Journ. Bot., 52, 8 : 781—797. — Kawamatu S. (1963). Electron microscope observations on the root hair cell of *Azolla imbricata* Nakai. Cytologia, 28 : 12—20. — Kirk J. T. O. a. R. A. E. Tilney-Bassett. (1967). The plastids: their chemistry, structure, growth and inheritance. — Klein S. a. B. M. Pollock.

(1968). Cell fine structure of developing lima bean seeds related to seed desiccation. Amer. Journ. Bot., 55, 6, pr. 1 : 658—672. — L a e t s c h W. M. a. J. P r i c e. (1969). Development of the dimorphic chloroplasts of sugar cane. Amer. Journ. Bot., 56, 1 : 77—87. — M a l y R. u. A. W i l d. (1956). Ein cytologischer Beitrag zur «Entmischungstheorie» verschiedener Plastidensorten. Zeitschr. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 87, 3 : 493—496. — M a r i n o s N. G. (1967). Multifunctional plastids in the meristematic region of potato tuber buds. Journ. Ultrastruct. Res., 17, 1—2 : 91—113. — Ö p i k H. (1965). The form of nuclei in the storage cells of the cotyledons of germinating seeds of *Phaseolus vulgaris* L. Exp. Cell Res., 38, 3 : 517—522. — Ö p i k H. (1968). Development of cotyledon cell structure in ripening *Phaseolus vulgaris* seeds. Journ. Exper. Bot., 19, 58 : 64—76. — O r s e n i g o M. (1964). Modificazioni strutturali dei plastidi in semi germinanti. Osservazioni sui cotiledoni dei *Citrus nobilis*×*C. aurantium amara pumila* e sull'endosperma di *Ricinus communis*. Giorn. Bot. Ital., 71, 1—2 : 43—56. — S a b n i s D. D., M. G o r d o n a. A. W. G a l s t o n. (1970). Localization of adenosine triphosphatase activity on the chloroplast envelope in tendrils of *Pisum sativum*. Plant Physiol., 45, 1 : 25—32. — S c h n e p f E. (1969). Über den Feinbau von Öldrüsen. IV. Die Ölgänge von Umbelliferen: *Heracleum sphondylium* und *Dorema ammoniacum*. Protoplasma, 67, 4 : 375—390. — S e t t e r f i e l d G., H. S t e r n a. F. B. J o h n s t o n. (1959). Fine structure in cells of pea and wheat embryos. Can. Journ. Bot., 37, 1 : 65—71. — S p r e y B. u. H. W e i n e r t. (1966). Beiträge zur Formvariabilität von Plastidengrenzschichten. Zeitschr. Naturfors., 21b, 1 : 72—73. — S t r a u s W. (1953). Chromoplasts-development of crystalline forms, structure, state of the pigments. Bot. Rev., 19, 3 : 147—186. — W a l l e s B. (1965). Plastid structures of carotenoid-deficient mutants of sunflower (*Helianthus annuus* L.). I. The white mutant. Hereditas, 53, 1—2 : 247—256. — W a l l e s B. (1966). Plastid structures of carotenoid-deficient mutants of sunflower (*Helianthus annuus* L.). II. The yellow mutant. Hereditas, 56, 1 : 131—136. — W i l d m a n S. G. (1967). The organization of grana-containing chloroplasts in relation to location of some enzymatic systems concerned with photosynthesis, protein synthesis and RNA synthesis. Biochem. Chloropl., 2 : 295—320. — W i l d m a n S. G., T. H o n g l a d a r o m a. S. I. H o n d a. (1962). Chloroplasts and mitochondria in living plant cells: Cinephotomicrographic studies. Science, 138, 3538 : 434—435. — W o o d i n g F. B. P. a. D. H. N o r t h c o t e. (1965). Association of the endoplasmic reticulum and the plastids in *Acer* and *Pinus*. Amer. Journ. Bot., 52, 5 : 526—531. — Y a k o v l e v M. S. (1969). Embryogenesis and some problems of phylogenesis. Rev. Cytol. Biol. Veg., 32 : 325—330.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 VI 1971).

SUMMARY

Electron microscopic studies of embryo chloroplasts in *Iberis umbellata* DC., *Nelumbo nucifera* Gaertn. and *Tilia platyphyllus* Scop., as well as the analysis of original and published data have shown that a great variety of irregular, amoeboidal forms is characteristic for embryo chloroplasts of all plant species studied. On photographs deep invaginations of the envelope into the body of the chloroplasts are often observed. Morphological peculiarities of these organelles in embryo and concepts of significance of membranes in realisation of methabolic cell processes, commonly accepted in cytology, make it possible to consider the amoeboidal shape of chloroplasts of embryo not as the result of deformation due to the pressure of storage substance accumulations, but as shape complications, peculiar to chloroplasts themselves. Due to this the surface of outer membranes is enlarged, the significance of the latter increasing in these tissues because their chloroplasts are not supplied with such powerfully developed system of inner membranes as photosynthesing chloroplasts of mesophyll. The significance of the above is discussed.

УДК 581.9 (547/575) : 582.662

Н. И. Никольская

ВИДЫ РОДА *KALIDIUM* MOQ., ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РОЛЬ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

С 6 рисунками

N. I. NIKOLSKAYA. SPECIES OF THE GENUS *KALIDIUM* MOQ., THEIR DISTRIBUTION AND ROLE IN PLANT COMMUNITIES

В статье приводятся точечные карты ареалов видов рода *Kalidium*. Выяснено, что *K. foliatum* является казахстанско-северотуранско-североцентральноазиатским видом, *K. caspicum* — туранским, *K. schrenkianum* — восточно-северотуранским, *K. cuspidatum* — североцентральноазиатским и *K. gracile* — восточноцентральноазиатским видом. Все они связаны с засоленными местообитаниями. Фитоценотический анализ выявил некоторые провинциальные особенности галофитных сообществ с участием этих видов, отражающие общие ботаникогеографические закономерности растительного покрова Палеарктики, но проявляются они слабее, чем у сообществ плакоров.

Род *Kalidium* Moq. относится к колену *Salicornieae* Dum. подсем. *Cyclolobeae* C. A. Mey. сем. *Chenopodiaceae*. Все представители колена *Salicornieae* являются типичными галофитами и приурочены к почвам, обладающим высокой степенью засоления, часто при близком к поверхности стоянии грунтовых вод — к пухлым солончакам, морским побережьям и т. д. Род *Kalidium* состоит из пяти видов: *K. foliatum* (Pall.) Moq., *K. caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *K. schrenkianum* Bunge, *K. gracile* Fenzl и описанного недавно В. И. Грубовым (1959) *K. cuspidatum* (Ung.-Sternb.) Grub.

Ареал рода *Kalidium* не выходит за пределы аридной территории с резко континентальным климатом. Е. М. Лавренко (1962) относит его к турано-центральноазиатскому типу. Мы помещаем таблицу, которая дает представление о географическом распространении видов этого рода в подобластях, провинциях и подпровинциях Евразиатской степной и Сахаро-Гобийской пустынной областей по схеме ботаникогеографического районирования Е. М. Лавренко (1965, 1970а, б) и точечные карты ареалов этих видов.[1] Как видно на таблице и рис. 1, из всех видов этого рода *K. foliatum* наиболее широко распространен. Его западная граница проходит по нижнему течению р. Кумы, а на востоке совпадает с восточной границей Восточномонгольской степной провинции (Лавренко, 1970б). Этот вид дальше других видов *Kalidium* проникает на север; в степной области Казахстана он единично распространен даже в полосе разнотравно-ковыльных степей. Встречается он в островных массивах степей юга Центральной Сибири, в бассейне верхнего течения р. Енисея. Южные нахождения вида — Кашгарская и Центральногобийская пустынные подпровинции. Его ареал относится, по определению Лавренко (1962), к центральноазиатско-туранскому типу (с захождением в степную область), т. е. *K. foliatum* является казахстанско-северотуранско-се-

[1] Карты ареалов составлены на основании гербарных образцов, хранящихся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, Институте ботаники АН Казахской ССР и Ташкентском университете.

вероцентральноазиатским видом. *K. caspicum* (рис. 2) имеет также достаточно обширный, но более ограниченный, чем *K. foliatum,* ареал. На западе этот вид не переходит долину р. Урал, но имеются сборы его из Кура-Араксинской низменности и Араратской равнины. Есть сведения о произрастании вида в северном Иране (Грубов, 1966). На востоке ареал *K. caspicum* захватывает Джунгарскую подпровинцию. На севере в степной области Казахстана он проникает только в полосу опустыненных полынно-дерновиннозлаковых степей. Этот вид является туранским. Ареалы *K. schrenkianum* и *K. gracile* более ограничены. *K. schrenkianum* (рис. 3) связан с восточной частью Северотуранской провинции (восточно-северотуранский вид), *K. gracile*[1] (рис. 2) — с Центральной Азией (степной частью Монголии и пустынями Центральногобийской и Алашаньской подпровинций (восточноцентральноазиатский вид). *K. cuspidatum* (рис. 4), так же как и *K. gracile*, связан в основном с Центральной Азией, но его ареал более обширен и захватывает на западе Центрально-Восточнотяньшаньскую горную провинцию. Восточным рубежом этого вида является восточная граница Алашаньской подпровинции; таким образом, он относится к североцентральноазиатскому типу.

В настоящей работе дана краткая фитоценотическая характеристика сообществ, в которых встречаются виды рода *Kalidium.* К сожалению, сведений о таких ценозах очень немного и они фрагментарны, что затрудняет более подробный анализ сообществ этих формаций. Были использованы литературные данные, сведения на гербарных этикетках и наши собственные материалы, относящиеся к Центрально-Казахстанскому мелкосопочнику, северному берегу оз. Балхаш и Тургайскому прогибу.

Kalidium foliatum (Pall.) Moq. растет на солончаках, образующихся вокруг озер, в долинах и дельтах рек, в понижениях рельефа при близком стоянии грунтовых вод, на засоленных берегах морей, иногда на засоленных третичных глинах. Он относится к немногим видам, которые являются пионерами при зарастании субстратов, содержащих высокую концентрацию солей. На солончаках может образовывать чистые заросли, но чаще фитоценотическая роль его незначительна и он в небольшом обилии присутствует в галофитных сообществах, сформированных видами родов *Suaeda, Petrosimonia, Climacoptera, Salicornia, Halocnemum.*

Сведения об участии *K. foliatum* в растительном покрове Прикаспийской пустынной подпровинции содержатся в работах С. А. Никитина (1954) и Л. Е. Родина (1956), а для северного побережья Каспийского моря имеются более подробные данные В. Г. Катышевцевой (1957, 1960). По описаниям Катышевцевой, *K. foliatum* в качестве доминанта и субдоминанта входит в состав ряда сообществ на этой территории. Для понижений между бэровскими буграми очень характерны, например, поташниково-сведовые (Suaeda prostrata + Kalidium foliatum) сообщества. На лиманно-луговых сильносолончаковатых почвах возникают поташниково-климакоптеровые (Climacoptera crassa + Kalidium foliatum) сообщества. На солончаках отмечены разреженные поташниково-сарсазановые сообщества (Halocnemum strobilaceum + Kalidium foliatum), в состав которых также входят в небольшом обилии *Calligonum aphyllum* (Pall.) Guerke — туранский, по определению Лавренко (1965), вид, *Salsola paulsenii* Litw. (восточносредиземный вид), *Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk. (паннонско-причерноморско-казахстанский вид, заходящий в пустыни Сев. Турана) и др. На солонцевато-солончаковых почвах формируются сообщества с преобладанием *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth. и *K. foliatum.* В незначительном обилии (sol.—sp.) *K. foliatum* широко распространен на приморской равнине в составе однолетнесолянковых сообществ *Climacoptera crassa* (M. B.) Botsch., *Petrosimonia triandra, P. oppositifolia* (Pall.) Litw., *Suaeda prostrata* Pall. Компонентами этих сообществ являются *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch., *Halimocnemis*

[1] Точечные карты ареалов *K. gracile* и *K. cuspidatum* (в пределах территории Центральной Азии) были опубликованы В. И. Грубовым (1966).

Географическое распределение видов рода *Kalidium* Moq. в подобластях, провинциях и подпровинциях Евразиатской степной и Сахаро-Гобийской пустынной областей

Область	Подобласть	Провинция	Подпровинция	*K. foliatum*	*K. caspicum*	*K. schrenkianum*	*K. cuspidatum*	*K. gracile*
Евразиатская степная	Причерноморско-Казахстанская	Заволжско-Казахстанская степная	Заволжско-Западноказахстанская степная	+	−	−	−	−
			Восточноказахстанская степная	+	+	+	−	−
	Центрально-азиатская	Хангайско-Даурская горнолесостепная	Даурская горнолесостепная	−	−	−	−	+
		Монгольская степная	Западномонгольская степная	+	−	−	−	+
			Восточномонгольская степная	+	−	−	+	+
			Монгольско-Алтайская горностепная	+	−	−	+	+
		Шэньсийско-Ганьсуйская лесостепная и степная		−	−	−	+	−
Сахаро-Гобийская пустынная	Ирано-Туранская	Джунгаро-Тяньшаньская горная		+	−	−	−	−
		Северотуранская	Арало-Балхашская	+	+	+	−	−
			Прикаспийская	+	+	−	−	−
			Алаколь-Илийская	+	+	+	−	−
		Южнотуранская		+	+	−	−	−
		Куро-Араксинская		−	+	−	−	−
	Центрально-азиатская	Гобийская	Центральногобийская	+	−	−	+	+
			Алашаньская	+	−	−	+	+
			Кашгарская	+	−	−	+	−
			Джунгарская	+	+	−	+	−
		Центрально-Восточнотяньшаньская горная	Центральнотяньшаньская	+	+	+	+	−
			Восточнотяньшаньская	+	−	−	+	−

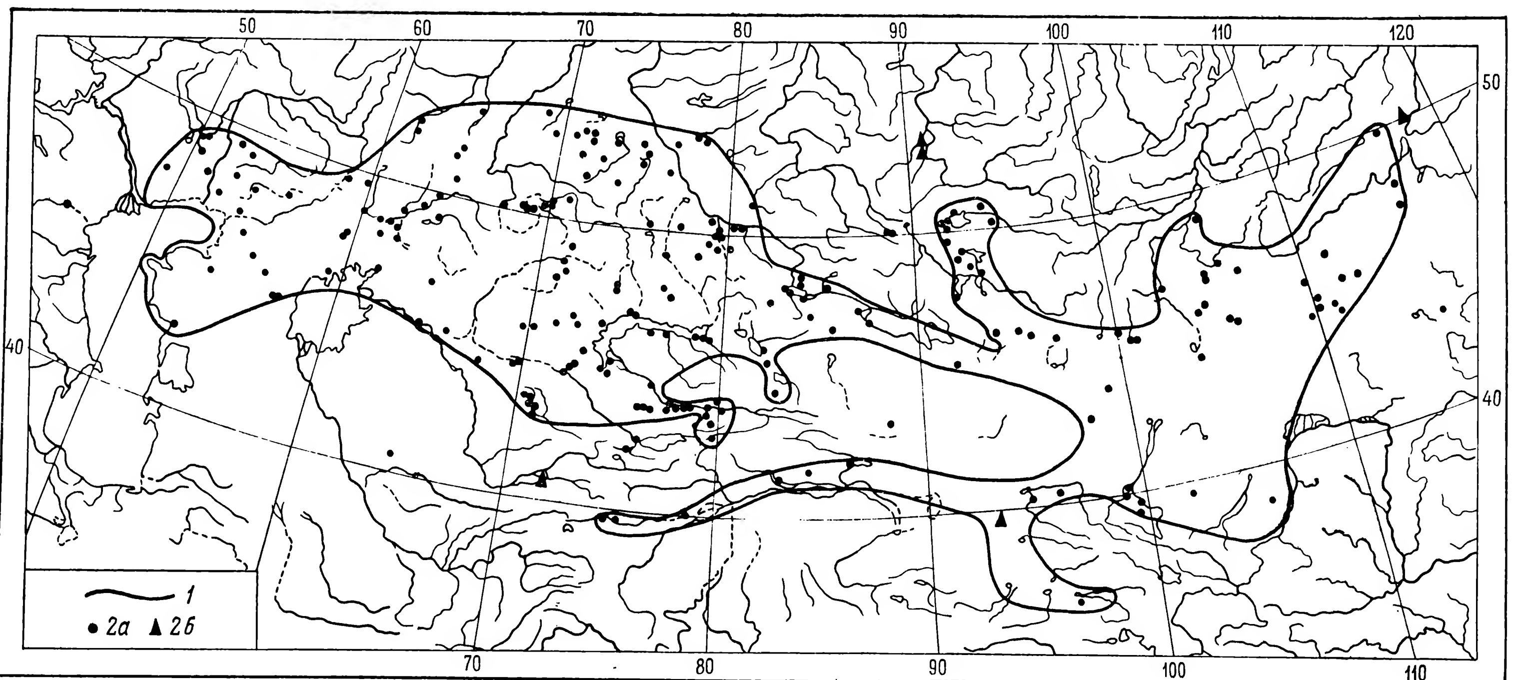


Рис. 1. Ареал *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq.

1 — граница ареала; *2* — местонахождения, установленные на основе гербарных образцов: *а* — нанесенные точно, *б* — нанесенные приблизительно.

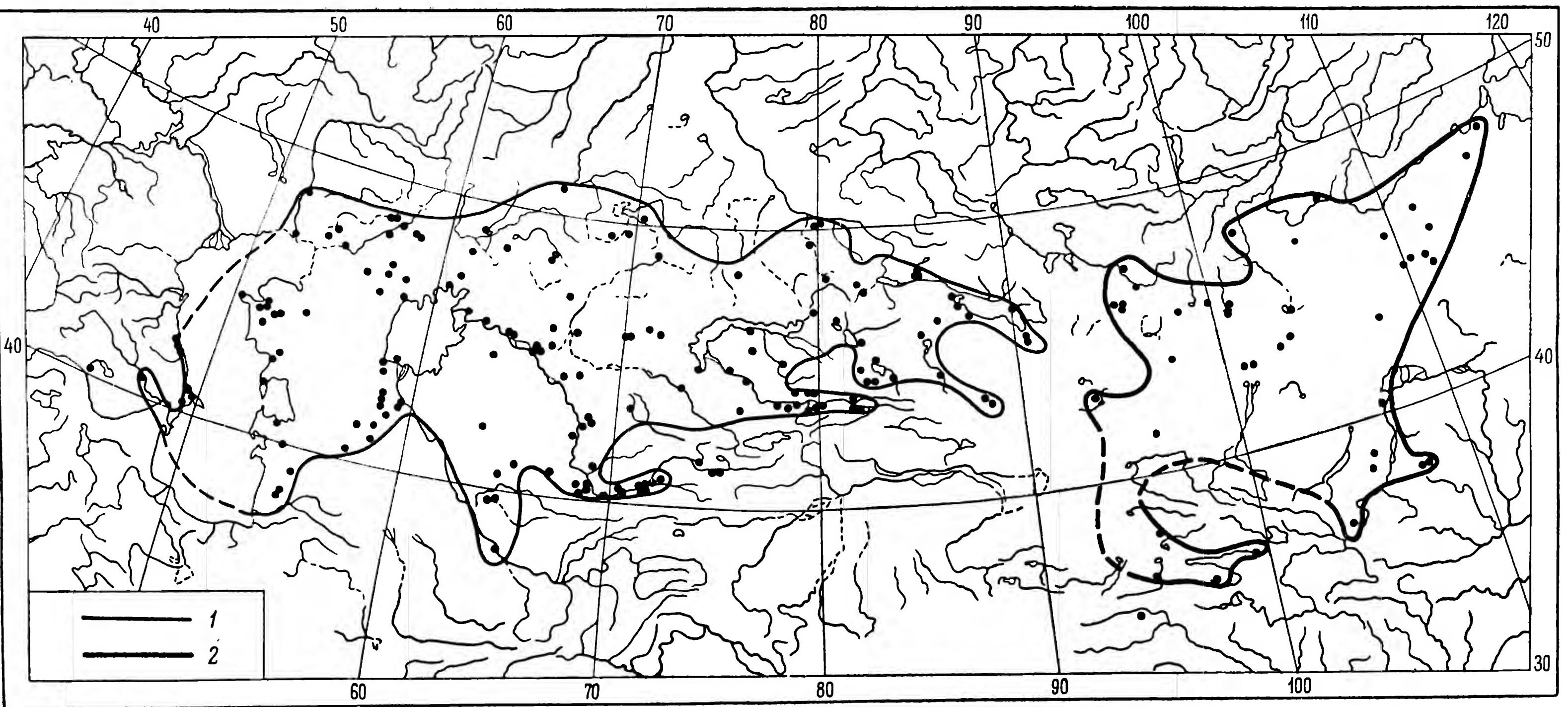


Рис. 2. Ареалы *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb. и *K. gracile* Fenzl.

1 — граница ареала *Kalidium caspicum*; 2 — граница ареала *K. gracile*.

sclerosperma (Pall.) C. A. Mey., *Atriplex litoralis* L., *Salsola foliosa* (L.) Schrad., *Artemisia monogyna* Waldst. et Kit., не проникающая восточнее Прикаспийской низменности, *Aeluropus litoralis* (Gouan) Parl., *Puccinellia distans* (L.) Parl., *P. dolicholepis* (V. Krecz.) Pavl.

Роль *K. foliatum* в создании солончаковой растительности Тургайского плато освещена в литературе недостаточно (только в работе

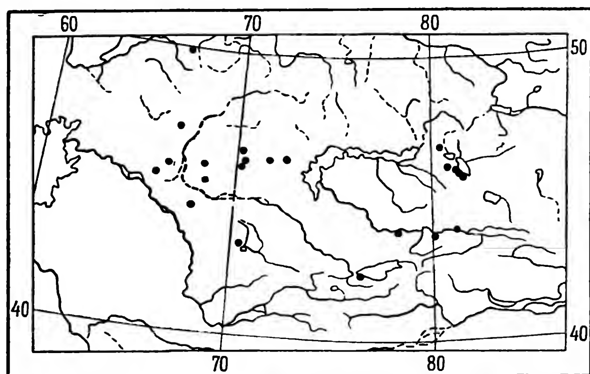


Рис. 3. Ареал *Kalidium schrenkianum* Bunge.

П. Г. Стрельникова, 1938). Мы приводим профиль, описанный нами на днище Тургайского прогиба (рис. 5), где отмечены наиболее характерные сообщества с участием *K. foliatum*.

В степной части Центрального и Восточного Казахстана *K. foliatum* проникает на север до полосы разнотравно-ковыльных степей (Кучеров-

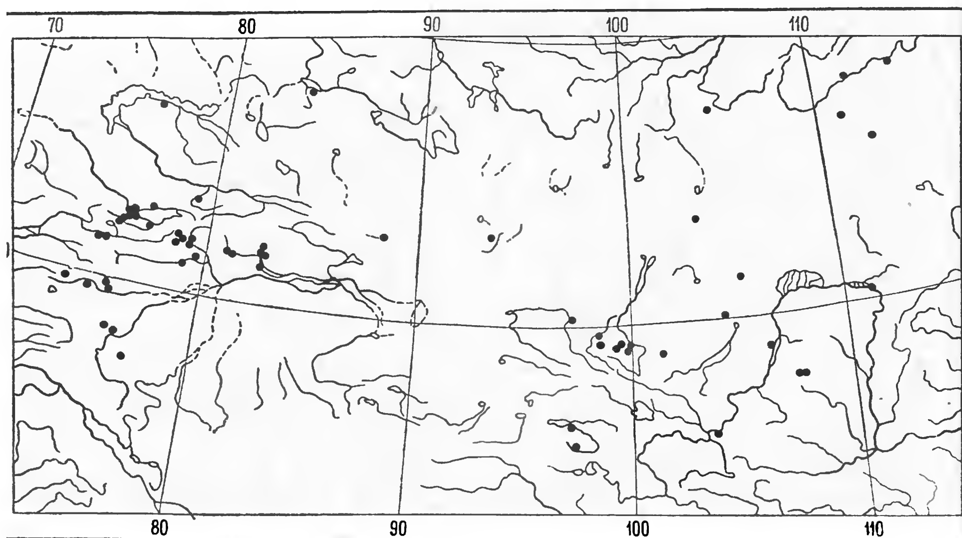


Рис. 4. Ареал *Kalidium cuspidatum* (Ung.-Sternb.) Grub.

ская, 1914; Исаченко, 1961; Карамышева, 1961). Сообщества, им образованные, встречаются по побережьям соленых озер, на пологих размытых береговых валах. Среди характерных видов для солончаков Центрально-Казахстанского мелкосопочника, кроме *K. foliatum*, отмечены *Salicornia europaea* L., *Suaeda prostrata*, *S. corniculata* (C. A. Mey.) Bunge, *Petrosimonia triandra*, *Frankenia hirsuta* L. Нами были сделаны описания солончаков в полосах сухих и опустыненных степей. На рис. 6 мы приводим один из профилей, проложенный по периферической части сора (в 40 км



Рис. 5. Профиль от коренного берега до края сора (на пологоувалистой равнине в 7 км к ВСВ от пос. Балпан Актюбинской области по дороге от г. Тургая на г. Иргиз).

Сообщества: *1* — солеросовые (*Salicornia europaea*); *2* — однолетнесолянковые (*Climacoptera brachiata*, *Suaeda acuminata*); *3* — однолетнесолянковые (*Climacoptera brachiata*, *Suaeda acuminata*) с *Kalidium foliatum* в комплексе с полынно-ажрековыми (*Aeluropus litoralis*, *Artemisia* sp.); *4* — климакоптеровые (*Climacoptera brachiata*) в комплексе с однолетнесолянково-сарсазановыми (*Halocnemum strobilaceum*, *Climacoptera brachiata*, *Suaeda acuminata*, *S. turgaica*, *Salsola paulsenii*); *5* — сарсазановое (*Halocnemum strobilaceum*); *6* — солеросово-ажрековые (*Aeluropus litoralis*, *Salicornia europaea*) в комплексе с тростниковыми (*Phragmites communis*) и однолетнесолянковыми (*Salsola soda*, *Suaeda acuminata*, *Salicornia europaea*, *Atriplex laevis*, *Petrosimonia triandra*, *Bassia hyssopifolia*, *B. sedoides*); *7* — тростниковые; *8* — мятликово-биюргуновые (*Anabasis salsa*, *Poa bulbosa*); *9* — высохшая поверхность сора, лишенная растительности.

к ЮЗ от пос. Кайнар Семипалатинской области). Интересно участи *K. foliatum* в селитрянополынных сообществах (*Artemisia nitrosa* Web ex Stechm. — казахстанско-северотуранский вид, характерный для солонча коватых солонцов Центрального и Северного Казахстана). В описанны нами комплексах галофитно-луговых, солянковых и полынных сообщест в полосе сухих степей (по берегу р. Уткуль близ с. Колхозного Караган динской области) и в северной части полосы опустыненных степе (солончаки у подножья гор Жалтас, в 45 км к ССЗ от пос. Егиндыбула Карагандинской области) также большое участие принимают сообществ в состав которых входят *K. foliatum* и *Artemisia nitrosa*: бескильницев галофитнополукустарничковые (Limonium suffruticosum + Artemisia ni trosa + Frankenia hirsuta + Puccinellia tenuissima) с участием *K. foliatum* селитрянополынно-поташниковые (Kalidium foliatum + Artemisia nitrosa и др.

В Бетпак-Дале, по данным З. В. Кубанской (1956), *K. foliatum* и редка встречается в межсопочных понижениях и долинах рек в разно травно-чиевых (Achnatherum splendens + Limonium otolepis + Glycyrrhiz uralensis + Climacoptera crassa), сведово-кокпековых (Atriplex cana + Su aeda physophora) и тамариксовых (Tamarix ramosissima) сообще ствах.

В южнотуранских пустынях *K. foliatum* входит в состав сообщест с участием таких южнотуранских эндемов, как *Cornulaca korshinsky* Litw. и *Anabasis annua* Bunge (последний заходит в Иран), и туранско вида (*Climacoptera ferganica* (Drob.) Botsch. (Порецкий и др., 1936 Интересно, что этими авторами в Кызылкумах на солончаках понижени огибающего с юга г. Букантау, описаны сообщества, в которых асс циируются *K. foliatum* и *K. caspicum*. Наши данные о совместном про растании этих видов относятся к северному берегу оз. Балхаш, в райо пристани Саякской, где на пухлых солончаках возникают каспийскопо ташниково-сведовые сообщества (Suaeda acuminata + Kalidium caspicum с участием *K. foliatum*.

В восточной, центральноазиатской, части ареала, сообщества с уч стием *K. foliatum* содержат целый ряд специфических центральноазиа ских видов. Например, в Чуйской степи (по сведениям Калининой, 1948 вместе с поташником олиственным на солончаках растут *Anabasis bre vifolia* C. A. Mey. и *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. Это центрально азиатские виды, заходящие в степную область Монголии; последний и них проникает, по сведениям Е. М. Лавренко и Н. И. Никольской (1963 на восточную окраину северотуранских пустынь. Для солончаков сте ной зоны Монголии А. А. Юнатов (1950) указывает *K. foliatum, Artem sia anethifolia* Web., *Suaeda corniculata*, *Nitraria sibirica* Pall., а такж *K. gracile*. В пустынных степях МНР на солончаковатых почвах *K. fo liatum* присутствует в небольшом обилии в сообществах, образованны *Reaumuria soongorica*. В составе этих сообществ Юнатов отмечает и тако центральноазиатский вид, как *Salsola abrotanoides* Bunge. На засоле ных мелкобугристых песках по периферии «тойримов» — гобийски котловин, являющихся бассейнами стока для окружающих территори *K. foliatum* обычно встречается среди зарослей *Nitraria sibirica* вмес с *K. gracile* и *Atriplex sibirica* L.

В пустынях Центральной Азии на территории Алашаньской подпро винции сообщества с участием *K. foliatum* связаны с днищами засоле ных депрессий среди обширных песчаных и песчано-галечных равни (гоби). По данным М. П. Петрова (1966), для этих местообитаний ха рактерна «смешаннокустарниковая» формация, доминантами которо являются три вида рода *Kalidium* — *K. foliatum*, *K. gracile*, *K. cuspidatum* Петров указывает несколько типов сообществ с участием *K. foliatum* саксаульниковое (Haloxylon ammodendron) на берегу оз. Джалата в 120 км к северу от г. Баян-Хото, галофитнокустарниковое (Kalidiu foliatum + Kaldium gracile + Nitragia schoberi) на корково-пухлом опесч ненном солончаке в 37 км к востоку от пос. Дивусуму и поташников

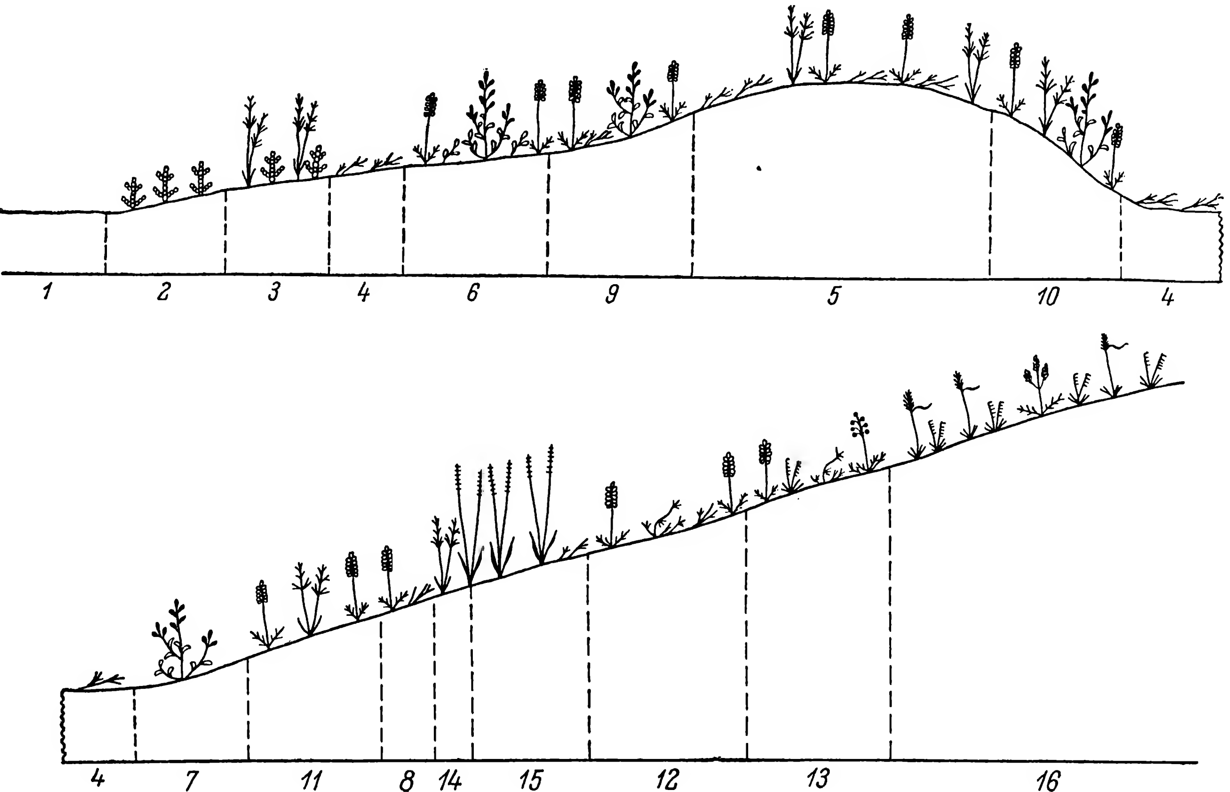


Рис. 6. Профиль от края сора до коренного берега (в межсопочной долине в 40 км к ЮЗ от пос. Кайнар Семипалатинской области).

1 — поверхность сора, лишенная растений. Сообщества: *2* — солеросовые (*Salicornia europaea*); *3* — бескильницево-солеросовые (*Salicornia europaea*, *Puccinellia tenuissima*); *4* — сведовые (*Suaeda corniculata*); *5* — бескильницево - селитрянополынно - сведовые (*Suaeda corniculata*, *Artemisia nitrosa*, *Puccinellia tenuissima*) в комплексе с ломкоколосниково-бескильницевыми (*Puccinellia tenuissima*, *Psathyrostachys juncea*) со *Suaeda corniculata*; *6* — селитрянополынно-франкениевые (*Frankenia hirsuta*, *Artemisia nitrosa*) с *Kalidium foliatum*; *7* — одиночные экземпляры *Kalidium foliatum* у подножья коренного берега; *8* — однолетнесолянково-селитрянополынные (*Artemisia nitrosa*, *Suaeda corniculata*); *9* — селитрянополынные с *Suaeda corniculata* и *Kalidium foliatum*; *10* — бескильницево-селитрянополынные (*Artemisia nitrosa*, *Puccinellia tenuissima*) с *Kalidium foliatum*; *11* — бескильницево-селитрянополынные (*Artemisia nitrosa*, *Puccinellia tenuissima*); *12* — сведово-камфоросмово-селитрянополынные (*Artemisia nitrosa*, *Camphorosma lessingii*, *Suaeda corniculata*) в комплексе с бескильницевыми (*Puccinellia tenuissima*); *13* — типчаково-камфоросмово-полынные (*Artemisia nitrosa*, *A. schrenkiana*, *Camphorosma lessingii*, *Festuca sulcata*); *14* — волоснецово-бескильницевые (*Leymus paboanus*, *Puccinellia tenuissima*); *15* — волоснецовые (*Leymus paboanus*) в комплексе со сведовыми (*Suaeda corniculata*); *16* — тырсово-типчаковые (*Festuca sulcata*, *Stipa capillata*) с *Artemisia austriaca*.

селитрянковое (Kalidium foliatum+Nitraria sibirica) на кучевых песках на юго-восточной окраине Миньциньского оазиса.

Сообщества с участием *K. foliatum* отмечены Петровым (1967) также для солончаков межгорной депрессии (называемой коридором Хэси) и всей территории Центральногобийской подпровинции, в пределах которой особенно большие пространства засоленых почв сосредоточены в Цайдаме. *K. foliatum* образует на солончаках Цайдама редкие заросли или произрастает вместе с *Kalidium gracile, Lycium turcomanicum* Turcz. ex Miers, *Phragmites communis* Trin. и однолетними солянками *Salsola praecox* Litw. и *Salicornin europaea.*

На протяжении своего обширного ареала *K. foliatum* ассоциируется с такими видами, как *Salicornia europaea* (голарктический вид), *Suaeda corniculata* (казахстанско-центральноазиатский вид), *Halostachys caspica* (M. B.) C. A. Mey. (средиземный вид с ограниченным распространением), *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. (средиземный вид).

В приведенной выше очень краткой фитоценотической характеристике выявляются некоторые провинциальные особенности сообществ с участием *K. foliatum,* отражающие общие ботаникогеографические закономерности растительного покрова в пределах аридных территорий Палеарктики. Правда, своеобразие сообществ солончаков в пределах разных провинций и подпровинций Евразиатской степной и Сахаро-Гобийской пустынной областей проявляется слабее, чем плакорных сообществ, но все-таки можно указать на целый ряд видов, характерных для солончаков тех или иных регионов. Например, в Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области в сообществах с участием *K. foliatum* присутствуют следующие виды, не заходящие в Центральноазиатскую подобласть Сахаро-Гобийской пустынной области или проникающие лишь в наиболее западную, Джунгарскую подпровинцию этой подобласти: *Climacoptera crassa* — ирано-туранский вид, *Suaeda physophora* Pall. и *S. acuminata* (C. A. Mey.) Moq. — ирано-туранские виды (проникающие в степи Казахстана и пустыни Джунгарии), *Limonium suffruticosum* — ирано-туранский вид (проникающий в Причерноморско-Казахстанскую подобласть Евразиатской степной области и Джунгарию), *Suaeda microphylla* Pall., *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch. — ирано-туранские виды (встречающиеся в Джунгарии), *C. brachiata* (Pall.) Botsch., *Halimocnemis longifolia* Bunge — туранские виды (заходящие в Джунгарию), *Climacoptera affinis* (C. A. Mey.) Botsch. — северо-туранский вид (заходящий в Джунгарию), *Halimocnemis sclerosperma* — северотуранский вид (проникающий в Восточное Закавказье), *Frankenia hirsuta* — африканозападносредиземный вид. В Южнотуранской провинции Ирано-Туранской подобласти вместе с *K. foliatum* отмечены виды, свойственные этой провинции: *Suaeda arcuata* Bunge, *Cornulaca korshinskyi*, *Anabasis annua*.

Сообщества солончаков с участием *K. foliatum* в пустынной и степной областях имеют много общих черт, но в Центральноказахстанской и Восточноказахстанской подпровинциях Евразиатской степной области *K. foliatum* часто растет вместе с *Artemisia nitrosa,* что не было отмечено в пустынях и не имеет места в Центральной Азии.

Характерная особенность галофитных ценозов Центральноазиатских, степной и пустынной подобластей заключается в том, что в их составе *K. foliatum* ассоциируется с такими центральноазиатскими видами, как *Reaumuria soongorica, Salsola abrotanoides, Kalidium gracile.*

Kalidium caspicum (L.) Ung.-Sternb., как и *K. foliatum*, растет на солончаках, отакыренных солончаках, гипсоносных глинах, но встречается также на галечниковых и щебнистых местообитаниях, связанных с выходами засоленных пород.

В пределах Куро-Араксинской провинции, по сведениям М. П. Богданова (1954), *K. caspicum* является широко распространенным растением в засоленной части территории Прикаспийской низменности и часто выступает в роли эдификатора. На солончаках он растет вместе с *Halocnemum strobilaceum* (с которым ассоциируется на протяжении всего своего

ареала), *Halostachys caspica,* ирано-туранским видом *Suaeda dendroides* (C. A. Mey.) Moq., а также эфемерами *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach, *E. triticeum* (Gaertn.) Nevski, *Sphenopus divaricatus* (Gouan) Reichb. Он отмечен в составе генгизовых (*Salsola nodulosa* (Moq.) Ilin — закавказский эндем) и полынно-генгизовых (Salsola nodulosa + Artemisia meyeriana) сообществ, занимающих значительную часть территории Кобыстана и поднимающихся на высоту 700 м над ур. м. На Араратской равнине, где выявлены самые западные точки проникновения этого вида, по данным А. М. Барсегяна (1966), он также встречается на солончаках, где произрастает совместно с *Halocnemum strobilaceum, Salicornia europaea, Nitraria schoberi* L., *Suaeda microphylla, S. altissima* (L.) Pall., *Petrosimonia glauca* (Pall.) Bunge (ирано-южнотуранский вид), *Salsola macera* Litw. (эндем Закавказья).

K. caspicum особенно характерен для Северотуранской провинции. В восточной части Прикаспийской низменности на полуострове Мангышлак и Бузачи и в Западном Устюрте он изредка образует одновидовые сообщества на солончаках (Борнеман и Спиридонов, 1929; Русанов, 1930), но чаще всего присутствует в небольшом обилии в довольно разнообразных по флористическому составу галофитных сообществах — биюргуновых (*Anabasis salsa*), кокпековых (*Atriplex cana*), тытровых (*Salsola gemmascens*), ажрековых (*Aeluropus litoralis*) на днищах оврагов и ложбин Мангышлака, вдоль побережья Каспийского моря, на склонах каньонов и делювиальных шлейфов Устюрта. На плато Устюрт Н. Н. Пельт (1956) описал черносаксауловые сообщества (*Haloxylon aphyllum*) с участием *K. caspicum.*

Очень характерен *K. caspicum* для солончаков северного побережья оз. Балхаш и пустыни Бетпак-Дала (Родин и Рубцов, 1956; Кубанская, 1956; Кубанская и Соболев, 1966; Кириченко, 1969), где также образует сообщества с участием однолетних солянок (виды рода *Climacoptera*, *Petrosimonia*, *Suaeda*) или входит в состав сарсазановых (*Halocnemum strobilaceum*), кокпековых (*Atriplex cana*) и сведовых (*Suaeda physophora*) сообществ. На северном берегу оз. Балхаш, вблизи пристани Саякской, нами был описан комплекс галофитных сообществ с участием *K. caspicum*: разнообразные по составу кокпечники, боялычники (*Salsola arbusculiformis*), биюргунники (*Anabasis salsa*), тасбиюргунники (*Nanophyton erinaceum*).

У восточной границы Алаколь-Илийской подпровинции Северотуранской пустынной провинции, в районе Джунгарских ворот, этот вид встречается на пухлых солончаках (Липшиц, 1931), в ассоциациях зайсанского саксаула (*Haloxylon ammodendron*) и балхашского саксаульчика (*Arthrophytum balchaschense*) (Курочкина, 1963).

В южнотуранских пустынях на солончаках *K. caspicum* также является обычным видом. Сообщества с его участием описаны в Каракумах в долине Узбоя, на Мешед-Мессерианской равнине (Родин, 1963), в нижнем течении р. Атрек (Нардина, 1954; Кербабаев, 1965) и в других частях Южнотуранской провинции. Для Мешед-Мессерианской равнины характерны на корковых солонцах очень бедные по составу и разреженные сообщества с участием *K. caspicum, Salsola dendroides, S. gemmascens* Pall., *Reaumuria turkestanica* Gorschk., *Climacoptera turcomanica* (Litw.) Botsch., *Zygophyllum lehmannainum* Bunge, *Euphorbia turcomanica* Boiss. (Родин, 1963).

K. caspicum, так же как *K. foliatum,* проникает в степную область, но не так далеко на север, как последний вид. Он распространен только в полосе опустыненных полынно-дерновиннозлаковых степей и чаще всего встречается единично на выходах засоленных пород. По нашим наблюдениям, он ассоциируется с *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth., *A. truncata* (Schrenk) Bunge, *Atriplex cana* C. A. Mey., *Camphorosma lessingii* Litw., *Limonium suffruticosum* (L.) Kuntze, *Artemisia pauciflora* Web.

Kalidium schrenkianum Bunge имеет ареал значительно меньший по размеру, чем ареалы *K. foliatum* и *K. caspicum.*

Как было сказано выше, точки сборов *K. schrenkianum* сосредоточены в основном в Северотуранской провинции Сахаро-Гобийской пустынной области. Имеется единственный сбор этого вида из степной области — с солончака на берегу р. Босага-Озек в бассейне среднего течения р. Терсаккан Целиноградской области (Грубов, 1969). Этот пункт является, по-видимому, самым северным пределом распространения *K. schrenkianum.*

K. schrenkianum является типичным галофитом, растет часто на пухлых солончаках, а также на каменистых и щебнистых выходах засоленных пород. В опубликованных работах содержатся очень фрагментарные сведения о фитоценотической роли *K. schrenkianum* и о разнообразии сообществ, им образуемых. Поэтому мы ограничимся лишь краткой характеристикой этих сообществ, а иногда и перечнем мест сбора этого вида. З. В. Кубанская (1956) отмечает, что *K. schrenkianum* изредка встречается на солончаках в пустыне Бетпак-Дала. В Алаколь-Илийской подпровинции Северотуранской пустынной провинции он растет на пухлых солончаках в районе среднего течения р. Или и вдоль западного берега оз. Алакуль. П. П. Поляков собрал это растение на участке каменистой пустыни в западной прибрежной части оз. Иссык-Куль (сборы Полякова хранятся в гербарии БИН АН СССР). Некоторые сведения о распространении *K. schrenkianum* в Юго-Восточном Казахстане (северо-западные отроги Кетменского хребта, шлейфы гор Кату, плато между пос. Чунджа и р. Тимерлик) можно получить в работе Кубанской (1963), посвященной формации Suaeda dendroides. В этих районах *K. schrenkianum* участвует в качестве доминанта в сообществах Suaeda dendroides+K. schrenkianum и в небольшом обилии в сообществах Suaeda dendroides+Sympegma regelii; кроме указанных, здесь зарегистрированы следующие виды: *Calligonum junceum* (Fisch. et Mey.) Litw., *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge, *Limonium leptolobum* (Regel) Kuntze, *Zygophyllum macropterum* C. A. Mey., реже *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng; из однолетних растений встречаются: *Aristida heymannii* Regel, *Eragrostis minor* Host, иногда *Halogeton glomeratus* (M. B.) C. A. Mey.

Kalidium cuspidatum (Ung.-Sternb). Grub. встречается в довольно разнообразных, но всегда с повышенным засолением местообитаниях: на пухлых солончаках, на засоленных песчано-галечниковых и суглинисто-галечниковых отложениях, на выходах пестроцветных кор выветривания, выходах гипсоносных глин, на каменистых склонах гор, сложенных засоленными породами. Интересно, что этот вид поднимается в горы до высоты 4000 м (по данным Грубова, 1966).

Литературные данные о сообществах *K. cuspidatum* недостаточны для подробной их характеристики. По сведениях В. И. Грубова (1966), *K. cuspidatum* является ценозообразователем чистых поташниковых сообществ, а также солянковых (преимущественно с *Sympegma regelii* Bunge), реомюриевых (*Reaumuria soongorica*) и полынно-солянковых. Юнатов собрал этот вид на днище солончаковой низины Пичанской котловины (запад Кашгарской подпровинции)среди зарослей тамарикса с селитрянкой, а также в долине р. Южного Музарта у крепости Курган в волосне-цово-полынно-солянковой остепненной пустыне (сборы хранятся в гербарии БИН АН СССР). Для Алашаньской подпровинции Петров (1966) приводит пример участия *K. cuspidatum* в реомюриево-кустарничковом сообществе на песчано-галечной равнине с серобурыми гипсированными почвами; в составе этого сообщества, кроме доминанта *Reaumuria soongorica*, указаны *Zygophyllum xanthoxylon* (Bunge) Maxim., *Z. mucronatum* M. Pop., *Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng., *Salsola passerina* Bunge, *Stipa gobica* Roshev., *Allium mongolicum* Regel, *A. polyrrhizum* Turcz. и др.

Kalidium gracile Fenzl встречается в разнообразных местообитаниях. Он растет на солончаках в озерных котловинах и долинах рек, на мелкобугристых пухлых солончаках вокруг отакыренных участков в депрес-

сиях рельефа, на глинистых солончаках. По наблюдениям Юнатова (1954), *K. gracile* не выносит длительного избыточного увлажнения и в этом отношении уступает *K. foliatum.* Юнатов отмечает также, что это растение поднимается на глинисто-щебнистые шлейфы гор и каменистые склоны мелкосопочника, сформированного засоленными породами.

По солончакам *K. gracile* заходит довольно далеко в степную область Монголии (Лавренко, 1962). Юнатов (1954) указывал на участие *K. gracile* в галофитных сообществах южного Хангая.

На солончаках *K. gracile* часто образует чистые заросли. Обширные площади таких чистых поташников (из *K. gracile*) встречаются на мелкобугристых солончаках по днищам низин в пустынно-степной зоне, особенно в восточной ее части (Юнатов, 1950). *K. gracile* (иногда вместе с *K. foliatum*) характерен также для широко распространенных в пустынно-степной и пустынной зонах Центральной Азии селитряно-поташниковых (*Nitraria sibirica*), реомюриево-поташниковых (*Reaumuria soongorica*), поташниковых с *Salsola abrotanoides,* борбудургановых (*Salsola passerina*), чиевых (*Achnatherum splendens*) и других сообществ (Юнатов, 1954).

В Алашаньской провинции, по данным Петрова (1966), *K. gracile* ассоциируется с такими видами, как *Zygophyllum xanthoxylon, Artemisia ordosica* Krasch., *Asterothamnus centraliasiaticus* Novop., *Reaumuria soongorica* и др. Сообщества подобного состава связаны с серобурыми загипсованными галечниково-песчаными почвами. В Алашани сообщества с господством *K. gracile* и *K. foliatum* характерны также для солончаков, расположенных в так называемых цайдамах (депрессиях среди барханных песков, представляющих собой остатки древних погребенных речных долин). При наличии в цайдамах опресненных грунтовых вод участие *K. gracile* уменьшается и начинают преобладать такие виды, как *Achnatherum splendens, Calamagrostis pseudophragmites* (Hall. f.) Koel., *Phragmites communis*, *Iris ensata* Thunb.

Итак, составленные карты ареалов видов рода *Kalidium* и анализ растительных сообществ с их участием показали, что растительность засоленных местообитаний несет черты провинциальных особенностей, отражающих общие ботаникогеографические закономерности растительного покрова, но проявляются они слабее, чем у сообществ плакоров.

ЛИТЕРАТУРА

Барсегян А. М. (1966). Солянковая и солончаковая растительность Араратской равнины. Тр. БИН АН Арм. ССР, 15. — Богданов М. П. (1954). Зимние пастбища Кобыстана и основные пути их рационального использования и улучшения. Тр. Инст. бот. АН Азерб. ССР, 18. — Борнеман Б. А. и М. Д. Спиридонов. (1929). Очерк почв и растительности полуостровов Мангышлак и Бузачи. Матер. комисс. экспед. исслед. АН СССР, 12, сер. казахст., V. — Грубов В. И. (1959), О новом монгольском поташнике. Бот. матер. Гербария БИН АН СССР, 19. — Грубов В. И. (1966). Маревые. Растения Центральной Азии, 2. — Грубов В. И. (1969). Цветковые и папоротники. В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Биокомплексные исследования в Казахстане, ч. I. — Исаченко Т. И. (1961). Растительность мелкосопочника Северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 13. — Калинина А. В. (1948). Растительность Чуйской степи на Алтае. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 5. — Карамышева З. В. (1961). Растительность северо-восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в пределах Павлодарской области). Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 13. — Катышевцева В. Г. (1957). Геоботанический очерк северного побережья Каспийского моря. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 5. — Катышевцева В. Г. (1960). Смены растительного покрова на северном побережье Каспийского моря. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 8. — Кербабаев Б. Б. (1965). Карта растительности Туркмении. — Кириченко Н. Г. (1969). Растительность (Бетпакдалинский пустынный стационар). В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Биокомплексные исследования в Казахстане, ч. I. — Кубанская З. В. (1956). Растительность и кормовые ресурсы пустыни Бетпак-Дала. — Кубанская З. В. (1963). Формация сведы древовидной в Юго-Восточном Казахстане. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 15. — Кубанская З. В. и Л. Н. Соболев. (1966). Система растительности и почв пастбищ пустыни Бетпак-Далы. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 23. —

Курочкина Л. Я. (1963). Некоторые фрагменты растительности пустынь Центральной Азии в Казахстане. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 15. — Кучеровская С. Е. (1914). Растительность Павлодарского уезда. В кн.: Предварит. отчео бот. исслед. в Сибири и Туркестане в 1913 г. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения, XV. — Лавренко Е. М. (1965). Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. Бот. журн., 50, 1. — Лавренко Е. М. (1970а). Провинциальное разделени Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии. Бот. журн 55, 5. — Лавренко Е. М. (1970б). Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. Бот. журн., 55, 12. — Лавренко Е. М и Н. И. Никольская. (1963). Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботаникогеографической границ между Средней и Центральной Азией. Бот. журн., 48, 12. — Липшиц С. Ю. (1931 Растительность Чулакского плато и Джунгарских ворот. Бюлл. МОИП, отд. биолог 40, 1—2. — Нардина Н. С. (1954). Очерк растительности нижнего течения Атрек Тр. Инст. биолог. Туркм. ССР, сер. бот., 2. — Никитин С. А. (1954). Растительност междуречий Кушума, Урала и Эмбы и ее кормовые ресурсы. В кн.: Вопросы улушения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. — Пельт Н. Н. (1956). Пастбища Устюрта. В кн.: Н. Н. Пельт и В. Ф. Червински Пути сельскохозяйственного освоения Устюрта. Тр. Арало-Каспийск. комплекс экспед. АН СССР, 5. — Петров М. П. (1966, 1967). Пустыни Центральной Ази I (1966), II (1967). — Порецкий А. С., Ф. Н. Русанов и К. С. Афанасье (1936). Растительные группировки Кара-Калпакских Кызыл-Кумов. Тр. СОП АН СССР, Кара-Калпакск. сер., 4. — Родин Л. Е. (1956). Саксаульники и кустарнковые пустыни. В кн.: Растительный покров СССР, II. — Родин Л. Е. (1963). Расттельность пустыни Западной Туркмении. — Родин Л. Е. и Н. И. Рубцо (1956). Полукустарничковые полынные и солянковые пустыни. В кн.: Растительны покров СССР, II. — Русанов Ф. Н. (1930). Очерк растительности западного Устурта и равнинного Мангышлака. Матер. Комисс. экспед. иссл. АН СССР, 26, се казахстанская. — Стрельников П. Г. (1938). Тургай-Иргизская полупустыня. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 39. — Юнатов А. А. (1954 Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Т Монгольск. комисс. АН СССР, 56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 VIII 1971).

SUMMARY

The area of the genus *Kalidium* is connected with the territory, characterized b climate of arid type. *K. foliatum* is a Kazakhstan-northturansk-northcentralasiat species, *K. caspicum* — a turansk one, *K. schrenkianum* — east-northturansk, *K. cuspidatum* — northcentralasiatic and *K. gracile* — an eastcentralasiatic species. The compostion of halophytic communities with participation of these species reflects some general botanico-geographical regularities of vegetative cover; but peculiarities of communities of salty places of habitation are less clear, than that of placoric ones.

УДК 581.45 : 581.8 : 582.542.1

В. Г. Николаевский

О ТИПАХ СТРУКТУРЫ ЛИСТА У ЗЛАКОВ

С 1 рисунком

V. G. NIKOLAYEVSKY. ON THE STRUCTURE TYPES OF LEAVES IN GRAMINEAE

На основании изучения анатомического строения листьев более 200 видов злаков, относящихся к подсем. *Bambusoideae*, *Festucoideae*, *Eragrostoideae* и *Panicoideae*, автор приходит к выводу, что необходимо различать три типа структуры листа у злаков — «фестукоидный», «хлоридоидный» и «эхинохлоидный». Отличительными признаками первого типа является наличие двух обкладок в проводящем пучке (паренхимной и механической) и диффузное (гомогенное) строение мезофилла, второго типа — также наличие двух обкладок, но четко выраженное «венцовое» расположение клеток хлоренхимы вокруг пучков, третьего типа — образование в пучках только одной обкладки (паренхимной) и относительно слабо выраженная ориентация клеток мезофилла у проводящих пучков. Другие типы структуры листа, выделяемые некоторыми авторами (Brown, 1958, 1961), считаются лишь модификациями указанных выше крупных типов — «фестукоидного» («бамбузоидный» и «арундоидный» типы) и «хлоридоидного» («аристидоидный» тип). Обсуждаются возможные пути экологической эволюции типов листа у злаков.

Изучение анатомии листьев злаков с целью применения полученных данных в систематике началось еще в конце прошлого века (Duval-Jouve, 1875; Schwendener, 1890; Pee-Laby, 1898). Значительный вклад в эту область внесли работы Н. П. Авдулова (1931), Прата (Prat, 1936, 1960, 1961), Стеббинса (Stebbins, 1956), Маджумдара (Majumdar, 1964) и особенно Брауна (Brown, 1958, 1961). Однако большинство указанных авторов не уделяли достаточного внимания выяснению связи особенностей внутренней структуры листьев тех или иных групп злаков с характером и направлением их экологической эволюции. Кроме этого, в исследованиях очень мало применялись количественно-анатомические методы.

В течение последних лет нами проводится изучение строения листьев злаков различных систематических и экологических групп. Накопленный материал позволяет сделать некоторые обобщения, характеризующие основные направления эволюции структуры листа злаков. В настоящей работе излагаются данные о типах строения листа в пределах этого семейства и возможные пути их эволюции.

Материал и методика

Изложенные ниже данные основаны на материале, полученном при изучении листьев более 200 видов злаков, относящихся к подсем. *Bambusoideae* (*Pharoideae*) (18 видов), *Festucoideae* (98 видов), *Eragrostoideae* (42 вида) и *Panicoideae* (53 вида).

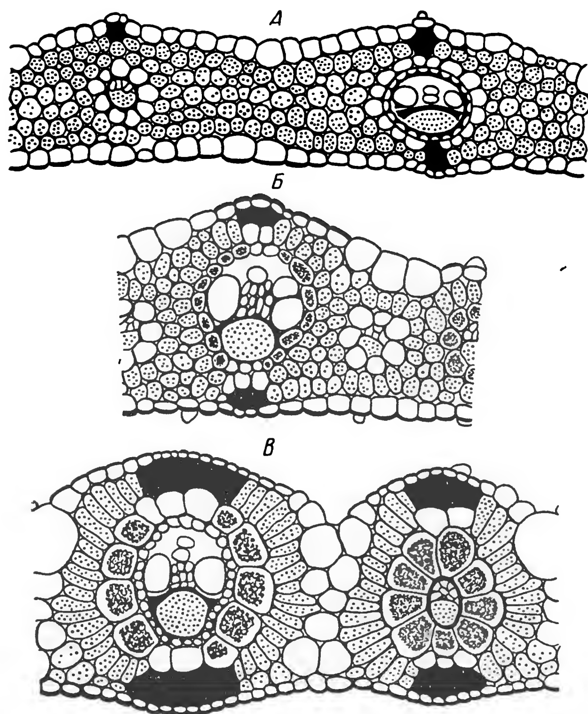
Образцы собирались на территории Украины и Северного Кавказа. Кроме того, исследовался материал, любезно присланный по нашей просьбе из Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), Института ботаники АН Казахской ССР (г. Алма-Ата), Института ботаники АН Туркменской ССР (г. Ашхабад), Красноярского педагогического института, а также из ботанических садов и учреждений

США (60 образцов), Мексики (11 образцов), Индии (19 образцов), А
стралии (22 образца).

Помимо общего анатомического изучения препаратов широко прим
нялось определение количественных показателей — соотношения кол
чества крупных и мелких пучков в листе, соотношения тканей в пл
стинке, соотношения тканей в крупных проводящих пучках и други
Методика исследований изложена в наших предыдущих работах (Ник
лаевский, 1962; Николаевская и Николаевский, 1967).

Результаты исследований

Полученные нами данные показали, что при выделении крупных гру
злаков, характеризующихся единым типом структуры листа, наибол
важными и устойчивыми признаками следует считать структуру крупны
проводящих пучков (ос
бенно наличие или отсу
ствие местомного влаг
лища), а также характ
распределения хлорс
химы вокруг проводящ
пучков. Большое значен
имеет также количестве
ное соотношение разли
ных тканей и их комп
нентов в проводящ
пучках. С другой сторон
такие признаки структур
как форма пластин
строение и степень ра
вития «моторных» клеток
количественное соотнош
ние и топография ткане
число устьиц, соотношен
крупных и мелких пучков, наличие или отсутствие трихом и ряд други
являются в значительной мере адаптивными и характеризуют присп
собительную эволюцию структуры в пределах отдельных типов строени



Типы анатомической стру
туры листовых пластин
у злаков.
А — «фестукоидный» тип, *Ho
deum murinum* L.; Б — «эхи
хлоидный», *Echinochloa crus-g*
(L.) R. et Sch.; В — «хлоридо
ный», *Eleusine coracana* (L.) Gae

Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет выделить т
основных типа структуры листа у злаков.

I. «Фестукоидный» тип, характеризующийся наличием вокруг прон
дящих пучков двух обкладок — наружной (паренхимной) и внутренн
(механической или местомной). В крупных проводящих пучках паре
химная обкладка занимает до 30—40% площади поперечного сечен
пучка, хотя выражена не всегда отчетливо; механическая, напротив, ра
вита хорошо. Площадь просветов сосудов составляет около 10% площа
пучка, площадь флоэмы — столько же. Форма крупных проводящих пу
ков на поперечном срезе чаще всего округлая или овальная. Мелк
проводящие пучки в большинстве случаев значительно меньше крупны
но паренхимная обкладка в них развита несколько сильнее. Мезофил
листа в типе гомогенный, ориентация клеток вокруг пучков не выраже
(табл. 1, 2 и 3, см. рисунок).

«Фестукоидный» тип структуры листа характерен для злаков, отн
сящихся к подсем. *Bambusoideae* и *Festucoideae*. Естественно, что сто

большая группа не может быть полностью однородной в отношении строения листа, поэтому у разных злаков в пределах указанного типа можно наблюдать различные модификации в строении проводящих пучков и мезофилла. Так, у *Uniola latifolia*, многих бамбуков, видов *Oryzopsis*, *Stipa* и *Cortaderia* мезофилл состоит из плотно сомкнутых округлых клеток с несколько утолщенными оболочками. У многих злаков триб *Bambuseae*, *Arundineae* и *Oryzeae* в мезофилле имеются клетки с извили-

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика различных типов структуры листа у злаков

Показатели		Типы		
		«фестукоидный»	«хлоридоидный»	«эхинохлоидный»
Обкладки в крупных проводящих пучках	паренхимная	+	+	+
	механическая	+	+	—
Развитие паренхимных обкладок в крупных проводящих пучках		Среднее (35—45) [1]	Сильное (50—60)	Слабое (30—40)
Развитие проводящих тканей в пучке (сосуды, трахеиды и флоэма)		Среднее (24—28)	Слабое (14—25)	Сильное (38—48)
«Венцовая» ориентация клеток хлоренхимы вокруг проводящих пучков		Отсутствует	Очень четкая	Не очень отчетливая

тыми оболочками или с выростами стенок внутрь полости («дольчатые», «ветвистые», «лопастые» клетки), а в ряде случаев и особые специализированные «веретеновидные» клетки («fusoid-cells», Metcalfe, 1960). Если у типичных «фестукоидных» злаков паренхимные обкладки пучков содержат хлоропласты, то у многих представителей триб *Arundineae*, *Oryzeae* и *Unioleae* в этих обкладках хлоропластов очень мало или вовсе нет. Для злаков трибы *Arundineae* характерны также более мощные паренхимные влагалища в проводящих пучках, а представители трибы *Oryzeae* отличаются сильным развитием в пучках сосудов (занимающих до 20—25% площади поперечного сечения пучка) и специфической ромбической формой крупных пучков на поперечном срезе.

Далее, среди типичных «фестукоидных» злаков также можно выделить две различные группы, между которыми, правда, имеется ряд переходов. У представителей одной из этих крайних групп (большинство родов триб *Aveneae*, *Phleae*, *Scolochloeae*, *Poeae*) механическая обкладка в крупных проводящих пучках представлена типичной эндодермой (с резко утолщенными тангентальными и особенно внутренними оболочками клеток, окрашивающимися сафранином в фиолетово-розовый цвет); у других (виды *Calamagrostis*, *Brachypodium*, *Dactylis*, многие роды триб *Triticeae* и *Bromeae*) клетки местомного влагалища в большинстве случаев мало отличаются от клеток типичной склеренхимы и их оболочки также окрашиваются сафранином в оранжево-красный цвет.

Необходимо подчеркнуть, что, несмотря на это разнообразие в структуре, листья всех указанных злаков сохраняют общий единый тип строения и характеризуются наличием в проводящих пучках двух обкладок (паренхимной и механической) и отсутствием радиальной ориентации клеток хлоренхимы у проводящих пучков. Описанные модификации мезофилла и сосудисто-волокнистых пучков отражают лишь определенную специализацию структуры в пределах одного («фестукоидного») типа строения.

[1] Приведенные в таблице цифровые данные выражают площадь соответствующих тканей в процентах от площади поперечного сечения пучка.

ТАБЛИЦА 2

Площадь тканей в крупных проводящих пучках листьев злаков с различными типами структуры (в процентах от площади поперечного сечения пучка)

Тип структур	Виды	Паренхимная обкладка	Склеренхимная обкладка	Механические ткани	Флоэма	Сосуды	Трахеиды	Древесинная паренхима
«Фестукоидный»	*Arrhenatherum elatius* (L.) Mert. et Koch	44.76	21.00	5.76	9.22	9.93	5.47	3.89
	Dactylis glomerata L.	34.26	23.08	5.56	10.41	10.18	7.43	9.14
	Festuca orientalis Kerner	42.62	19.61	7.27	9.85	8.37	5.94	6.26
«Хлоридоидный»	*Cynodon dactylon* (L.) Pers.	51.30	16.02	2.56	14.10	8.33	3.20	4.48
	Bouteloua gracilis (H. B. K.) Lag.	58.25	19.85	2.95	6.44	4.58	4.29	3.76
	Eragrostis minor L.	59.78	19.70	2.32	4.97	5.70	3.25	4.51
«Эхинохлоидный»	*Echinochloa crus-galli* (L.) Roem. et Schult.	37.93	0.0	6.79	12.50	24.55	7.59	10.68
	Setaria viridis (L.) P. B.	39.36	0.0	9.72	11.17	19.88	7.28	12.62
	Zea mays L.	29.74	0.0	4.42	15.31	23.18	8.68	18.65

II. «Хлоридоидный» тип также характеризуется наличием двух обкладок в проводящем пучке (паренхимной и механической). Однако листья этого типа резко отличаются от «фестукоидных» мощным развитием в пучках паренхимных обкладок, занимающих до 50—60% площади поперечного сечения пучка и содержащих крупные специализированные хлоропласты. Сосуды и флоэма в пучках развиты очень слабо. Мезофилл в листьях этого типа состоит из плотно расположенных в один ряд удлиненных клеток в виде колец, окружающих проводящие пучки («венцовое» расположение хлоренхимы). Отличительной чертой листьев «хлоридоидного» типа является также то, что более мелкие проводящие пучки в листе по своим размерам, а также по степени развития паренхимных обкладок мало отличаются от крупных пучков (табл. 1, 2 и 3, см. рисунок). «Хлоридоидный» тип структуры листа свойствен злакам подсем. *Eragrostoideae*, а также некоторым родам подсем. *Panicoideae* (*Eriochloa*, *Brachiaria*, часть видов *Panicum*).

От описанного типа несколько отличаются некоторые виды рода *Aristida*, у которых в проводящих пучках наблюдается развитие двух более или менее мощных паренхимных обкладок с хлоропластами. Так как по остальным признакам структуры листья этих видов очень близки к «хлоридоидным», мы считаем возможным выделить их в специальный подтип «хлоридоидного» типа — «аристидоидный».

III. «Эхинохлоидный» тип характеризуется наличием в проводящих пучках только паренхимной обкладки (механическое влагалище отсутствует), которая в крупных пучках развита относительно слабо и занимает 20—30% площади поперечного сечения пучка. Сосуды развиты довольно сильно (их площадь составляет 20—30% площади пучка, флоэма — несколько слабее (10—15%). Листья «эхинохлоидного» типа отличаются от «хлоридоидных» и тем, что мелкие пучки у них значительно мельче чем крупные (в 4—5 раз); вместе с тем у первых паренхимная обкладка развита значительно сильнее, чем у вторых

ТАБЛИЦА 3

Некоторые показатели анатомического строения проводящих пучков в листьях злаков с разными типами структуры

Типы структуры листа	Виды	Развитие паренхимной обкладки в пучках (в процентах от площади поперечного сечения пучка)		Отношение площади крупного пучка к площади мелкого на поперечном срезе
		крупный пучок	мелкий пучок	
«Фестукоидный»	*Agropyrum dasyanthum* Ledeb. . . .	28.26	41.20	2.80
	Festuca orientalis Kerner	37.79	55.51	2.69
	Triticum durum Desf.	33.10	58.00	3.00
«Хлоридоидный»	*Sporobolus virginicus* (L.) Kunth . .	60.82	80.80	1.51
	Bouteloua gracilis (H. B. K.) Lag. . .	58.25	75.51	1.64
	Cynodon dactylon (L.) Pers.	51.30	84.75	2.11
«Эхинохлоидный»	*Andropogon gerardii* Vitm.	29.75	77.00	4.74
	Zea mays L.	22.81	74.65	5.50
	Pennisetum glaucum (L.) R. Br. . .	28.65	73.80	4.64

Ориентация клеток хлоренхимы вокруг проводящих пучков у «эхинохлоидных» листьев не очень отчетливая, клетки мезофилла округлые или слабо удлиненные (табл. 1, 2 и 3, см. рисунок).

«Эхинохлоидный» тип структуры характерен для листьев злаков подсем. *Panicoideae* (за исключением родов *Brachiaria*, *Eriochloa* и некоторых других, а также ряда видов *Panicum*).

Обсуждение

В настоящее время признаки анатомической структуры листа наряду с многими другими показателями, как классическими (строение соцветий и колосков), так и более новыми (величина и основное число хромосом, структура корневых волосков, зародыша, крахмальных зерен и т. п.), широко применяются при характеристике крупных таксонов внутри семейства злаков (Stebbins, Crampton, 1961).

На существование двух резко отличных типов расположения хлорофиллоносной паренхимы («диффузное» и «венцовое») в листьях злаков впервые указал еще Дюваль-Жув (Duval-Jouve, 1875). Большой материал по этому вопросу был собран Н. П. Авдуловым (1931), а Прат (1936) назвал эти два различных типа структуры листа «фестукоидным» и «паникоидным». Швенденер (Schwendener, 1890) отметил наличие в пучках листьев злаков не только наружного зеленого (иногда бесцветного) паренхимного влагалища, но и внутреннего — местомного (механического). Этот автор разделил все злаки на две большие группы — в соответствии с наличием или отсутствием в пучках местомной обкладки. Показано, что между злаками с «фестукоидной» и «паникоидной» организацией листа имеются и существенные физиологические отличия (Roades, Carvalho, 1944).

В последнее время большую работу по изучению анатомии листа у злаков провел Браун (1958, 1961). Он установил шесть основных типов структуры листа — «фестукоидный», «бамбузоидный», «арундоидный», «аристидоидный», «паникоидный», «хлоридоидный». При выделении указанных типов Брауном использовались такие признаки, как величина клеток паренхимных обкладок проводящих пучков, наличие или отсутствие в этих клетках хлоропластов и степень их специализации, наличие или отсутствие местомного влагалища в пучках, особенности расположения и структуры клеток мезофилла. Браун отмечает, что листья двух типов — «бамбузоидного» (злаки триб *Bambuseae*, *Unioleae*, *Stipeae*, *Danthonieae*, *Oryzeae*) и «арундоидного (злаки трибы *Arundineae*) очень близки по структуре к «фестукоидному». Основными отличиями этих типов,

по Брауну, является бо́льшая специализация мезофилла (более плотн смыкание клеток хлоренхимы, тенденция к радиальной ориентации кл ток вокруг пучков, наличие клеток с волнистыми оболочками или с вы ростами оболочек в полость — «arm-cells» или «lobed-cells» — и т. п. а у «арундоидных» злаков, помимо этого, развитие мощных паренхимны обкладок вокруг проводящих пучков, клетки которых не содержат хл ропластов.

Основываясь на полученных нами данных, мы считаем, однако, ч при выделении крупных типов структуры листа у злаков необходим учитывать только несколько наиболее важных, четких и мало изменяю щихся в результате адаптивной эволюции признаков. К таким призна кам, по нашему мнению, нужно отнести не только некоторые из испол зованных ранее другими авторами, в том числе и Брауном (наличи или отсутствие в пучках механического влагалища, характер располож ния клеток мезофилла в листе), но и такие, как соотношение ткане в крупных проводящих пучках. Исходя из этого, можно различать лиш три главных типа анатомической структуры листа у злаков — «фест коидный», «хлоридоидный» и «эхинохлоидный». Многие признак на основании которых Брауном были выделены «бамбузоидный» и «ару доидный» типы структуры листа, являются очень нечеткими и к тому ж как показали наши исследования, свойственны многим типичным «фест коидным» злакам. Так, хлоренхимные клетки с извилистыми оболочкам или выростами стенок, а также полное отсутствие или незначительно количество хлоропластов в паренхимных обкладках пучков хара терны для ряда видов *Calamagrostis*, *Elymus* (*Leymus)*, *Glyceria*, *Scol chloa*; специализация в расположении клеток мезофилла (палисадност тенденция к ориентации) свойственна многим видам *Festuca*, *Hordeu Dactylis.* С другой стороны, *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski — ти пичный представитель трибы *Stipeae* — имеет мезофилл «фестукоидного а не «бамбузоидного» типа. Поэтому листья злаков трибы тростниковы и подсем. бамбуковых, характеризующиеся всеми основными признакам «фестукоидного» типа (наличие двух обкладок у проводящих пучков, о сутствие четкой ориентации клеток хлоренхимы), не могут быть отнесен к разным типам структуры, а представляют собой лишь различные моди фикации более крупного типа — «фестукоидного». В тех же случая когда необходимо указать на характерные особенности структуры, свойс венные этим группам злаков, лучше, как нам кажется, применять таки выражения, как «бамбузоидный мезофилл», а не «бамбузоидный ти листа».

Наши данные подтверждают мнение других авторов (Metcalfe, 196 Majumdar, 1964), что выделение «аристидоидного» типа структуры, ка это сделано Брауном, не имеет веских оснований, так как внутрення паренхимная обкладка пучка в листьях разных видов *Aristida* мож иметь весьма разнообразное строение — от типично паренхимн (*Aristida lanosa* Muhl. ex Ell., *A. adscensionis* L. и др.) до более или мен склерофицированной (*A. pennata* Trin., *A. karelnii* [Trin. et Rupr Roshev.). В связи с этим утверждение Брауна о том, что в пучк листьев *Aristida* отсутствует местомное влагалище, а внешняя паренхи ная обкладка является новообразованием, появившимся снаружи от обы ной паренхимной обкладки, не совсем соответствует действительност

В отношении наименования последнего из выделенных нами типов «эхинохлоидного», соответствующего в нашем понимании «панико ному» (Brown, 1958), «эупаникоидному» (Brown, 1961) или «андроп гоноидному» (Majumdar, 1964) типам других авторов, необходимо отм тить следующее. Наименование «паникоидный» (или «эупаникоидный мы считаем явно неудачным, так как структура листьев многих вид *Panicum* является типично «хлоридоидной» (или очень к ней близкой Точно так же не может быть принят термин «андропогоноидный» ти так как строение листьев злаков рода *Andropogon* является высокосп циализированным и не может быть положено в основу типа структур

По нашим данным, строение листьев видов *Echinochloa* — типичных мезофитов (или даже гидрофитов) — является наименее специализированным в подсем. *Panicoideae* и, по-видимому, наиболее близко к структуре листьев предков этой группы злаков. Исходя из этого, мы считаем правильным название «эхинохлоидный» тип.

В своих исследованиях мы не ставили цель разработать новую систему сем. злаков, однако считаем необходимым отметить, что особенности анатомической структуры листа триб тростниковых и рисовых не дают оснований для выделения этих групп в отдельные подсемейства, как это сделано в последней работе Стеббинса и Крэмптона (Stebbins a. Crampton, 1961). Наши анатомические данные заставляют признать наиболее целесообразным разделение злаков на подсем. *Festucoideae*, *Eragrostoideae*, *Panicoideae* и *Bambusoideae*. Злаки трех первых подсемейств характеризуются четко различающимися типами структуры листа («фестукоидным», «хлоридоидным» и «эхинохлоидным»). Хотя анатомическая структура листьев бамбуков мало отличается от таковой у типичных «фестукоидных» злаков, по многим другим признакам эта группа злаков является достаточно обособленной, что дает возможность выделять ее в отдельное подсемейство.

Большой интерес вызывает вопрос о происхождении разных типов структуры листа у злаков. На основании современных представлений об эволюции отдельных групп в пределах сем. *Poaceae* (Рожевиц, 1946; Stebbins, 1956; Цвелев, 1969а, б), а также анатомических данных можно предполагать, что еще на ранних этапах адаптивной радиации, начавшейся, по-видимому, в меловом периоде, у злаков произошло образование самых разнообразных типов структуры листа. Из этого разнообразия до нашего времени сохранились лишь три основных типа структуры — «фестукоидный», «хлоридоидный» и «эхинохлоидный»; из них наиболее близким к исходному, предковому, типу следует считать «фестукоидный», во-первых, как наименее специализированный (в целом!), а во-вторых, как свойственный (в ряде модификаций) наиболее древним группам злаков (тростниковых, бамбуковых, рисовых и т. п.). «Эхинохлоидный» и особенно «хлоридоидный» типы структуры являются более специализированными. Эта специализация выражается прежде всего в радиальной ориентации хлоренхимы вокруг проводящих пучков и в разделении функций ассимиляции и запасания крахмала между хлоропластами мезофилла и обкладки. Образование в ходе эволюции этих особенностей структуры мыслится как адаптация к интенсивному освещению и высокой температуре, а в ряде случаев и к недостатку влаги (Brown, 1958, 1961). Действительно, высокая жаростойкость, гелиофильность и засухоустойчивость паникоидных и хлоридоидных злаков подтверждается как данными по их современному распространению на земном шаре (Рожевиц, 1937; Hartley, 1958а, б; Hartley, Slater, 1960), так и материалами прямых физиологических наблюдений (Александров, 1956; Язкулыев, 1964). Вместе с тем из этих двух групп злаков наиболее приспособленными к условиям аридного климата являются те, которым свойствен «хлоридоидный» тип структуры листа. Именно роды подсем. *Eragrostoideae* наиболее обычны в пустынях, сухих прериях и саваннах, в то время как представители триб *Paniceae* и *Andropogoneae* обитают в большинстве случаев в более увлажненных местообитаниях — высокотравных саваннах и луговых прериях (Рожевиц, 1937; Weaver, 1954).

Различные модификации «фестукоидного» типа структуры, свойственные ряду древних групп злаков, также являются, по-видимому, результатом эволюционного приспособления к определенным условиям среды. Так, мезофилл, состоящий из клеток с извилистыми стенками или имеющих выросты оболочек внутрь полости, в подавляющем большинстве случаев характерен для злаков-гелиогидрофитов, приспособленных к произрастанию в местообитаниях с интенсивной инсоляцией и сильно увлажненными или залитыми водой почвами (тростник, многие представители трибы *Oryzeae* и др.). С другой стороны, хлоренхимные ткани из плотно

сомкнутых, наполненных хлоропластами клеток с утолщенными целлю лозными оболочками свойственны многим древним ксерофитам (виды *Danthonia*, *Stipa*, *Cortaderia* и др.).

Известный интерес представляет тот факт, что злаки, которых отно сят обычно к трибе *Paniceae*, оказываются весьма неоднородными по ана томической структуре листа. В то время как одни из них (виды *Setaria Echinochloa*, *Digitaria*, *Pennisetum*, *Paspalum*, *Zygochloa*, *Cenchrus* и др. имеют строение «эхинохлоидного» типа, другие (виды *Panicum*, *Bra chiaria, Eriochloa*) очень близки к «хлоридоидному» типу. По-видимому это свидетельствует о весьма давнем происхождении указанной трибы отдельные роды которой сохранили признаки древних групп злаков давших начало как подсем. *Panicoideae*, так и подсем. *Eragrostoideae*.

В заключение считаем необходимым обратить внимание на следующее Если после образования (в результате разветвления предкового ствола сем. злаков) отдельных групп, характеризующихся разными особенно стями структуры листьев, некоторые из этих групп как бы законсервиро вались и эволюционировали в дальнейшем очень медленно (тростнико вые, рисовые, дантониевые и др.), то темпы эволюции других были зна чительно более высокими, а пути — более разнообразными. В результат в настоящее время в таких «процветающих» группах злаков, как подсем *Festucoideae*, *Panicoideae*, *Eragrostoideae*, можно наблюдать большое раз нообразие структуры листьев (в рамках основного типа!), отражающе дальнейшую адаптивную эволюцию этих групп.

Особенности экологической эволюции структуры листьев злаков в пре делах основных типов строения представляют большой интерес, но пок почти не освещались в литературе. Эти вопросы должны составить со держание специальной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства зла ков. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., прилож. 44. — Александров В. Я (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и не которые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 41, 7 : 939—961. — Николаевская Л. Д и В. Г. Николаевский. (1967). Закономерности строения сосудисто-волокни стых пучков листьев некоторых злаков (ксерофитов и гидрофитов). Научн. докл высш. школы, биолог. науки, 12 : 69—72. — Ніколаевський В. Г. (1962). Особли вості анатомічної будови листя очерету звичайного, що зростае на засолених грун тах. Укр. бот. журн., 19, 6 : 77—81. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. Введени в изучение кормовых и хлебных злаков. — Рожевиц Р. Ю. (1946). Система зла ков в связи с их эволюцией. В сб. научн. работ Бот. инст. АН СССР : 25—40. — Цвелев Н. Н. (1969а). Некоторые вопросы эволюции злаков. Бот. журн., 54 3 : 361—373. — Цвелев Н. Н. (1969б). Некоторые вопросы эволюции растительного мира и гипотеза «расширяющейся земли». Бюлл. МОИП, отд. биолог., 74, 4 : 24—36. — Язкулыев А. (1964). Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Турк мении. В сб.: Цитофизиологические основы приспособления растений к фактора среды : 94—110. — Brown W. V. (1958). Leaf anatomy in grass systematics. Bot Gaz., 119, 3 : 170—178. — Brown W. V. (1961). Grass leaf anatomy: its use in syste matics. Res. Adv. in Bot., 1 : 105—108. — Duval-Jouve J. (1875). Histotaxie de feuilles des Graminees. Ann. Sci. Nat. Bot., ser., 6, 1 : 294—371. — Hartley W (1958a). Studies on the origin, evolution and distribution of the *Gramineae*. I. Th tribe *Andropogoneae*. Austral. Journ. Bot., 6 : 115—128. — Hartley W. (1958б). Stu dies on the origin, evolution and distribution of the *Gramineae*. II. The tribe *Panicea* Austral. Journ. Bot., 6 : 343—357. — Hartley W., C. Slater. (1960). Studies o the origin, evolution and distribution of the *Gramineae*. III. The tribes of the su family *Eragrostoideae*. Austral. Journ. Bot., 8, 3 : 256—276. — Majumdar R. (1964 Importance of anatomy in the classification of the grasses. Bull. Bot. Soc. Beng 17, 1—2 : 29—43. — Metcalfe Ch. R. (1960). Anatomy of the monocotyledon I. *Gramineae*. — Pee-Laby E. (1898). Etude anatomique de la feuille des Gramine de la France. Ann. Sci. Nat. Bot., 8 ser., 8 : 227—346. — Prat H. (1936). La Syste matique des Graminees. Ann. Sci. Nat. Bot., 10, ser. 18 : 165—258. — Prat H. (1960 Revue d'Agrostologie: Vers une classification naturelle des Graminees. Bull. Soc. Bo France, 107, 1—2 : 32—79. — Prat H. (1961). Emploi des caracteres epidermiqu dans la classification des Graminees. Res. Adb. in Bot., 1 : 99—102. — Rhoades M. M A. Carvalho. (1944). The function and structure of the parenchyma sheat plastids of the maize leaf. Bull. Torrey Bot. Club, 71 : 335—346. — Schwend ner S. (1890). Die Mestomscheiden der Gramineenblätter. Sitzungber. Königl. preus

Akad. Wissensch. Berlin, Jahrgang: 405—426. — Stebbins G. L. (1956). Cytogenetics and evolution of the grass family. Amer. Journ. Bot., 43, 10: 890—905. — Stebbins G. L., B. Crampton. (1961). A suggested revision of the grass genera of temperate North America. Res. Adv. in Bot., 1: 133—145. — Weaver J. E. (1954). North American Prairie.

Опытная станция,
п/о Михайловское
Северо-Осетинская АССР.

(Получено 6 V 1970).

SUMMARY

On the basis of studying the anatomical structure of leaves of more than 200 grass species, pertaining to subfamilies *Bambusoideae*, *Festucoideae*, *Eragrostoideae* and *Panicoideae*, the author comes to conclusion, that it is necessary to distinguish three types of leaf stucture in grasses — the «festucoidal», «chloridoidal» and «echinochloidal» types. The specific features of the first type are the presence of two facing layers in the vascular bundle (parenchymatous and mechanical) and the diffuse (homogenic) structure of mesophyll. The second type is characterized by the presence of two facing layers as well, but with clear «crown» arrangement of parenchymatous cells around the bundles; the third type — by formation of only one (parenchymatous) facing layer and comparatively feebly marked orientation of mesophyll cells near the vascular bundles. Other types of leaf structure, proposed by some authors (Brown, 1958, 1961) are regarded as modifications of the above mentioned types — «festucoidal» («bambusoidal» and «arundoidal») and «chloridoidal» («aristidoidal»). Possible ways of ecological evolution of leaf types in grasses are discussed.

УДК 56 (118)674.03 : 582.476 (571.1

М. Г. Горбунов и И. А. Шилкина

ДРЕВЕСИНА МЕТАСЕКВОЙИ ИЗ ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

С 1 рисунком и 1 таблицей рисунков

M. G. GORBUNOV AND I. A. SHILKINA. *METASEQUOIA* WOOD FROM THE TERTIARY SEDIMENTS OF WEST SIBERIA

Из линзы верхнеолигоценового бурого угля, находящегося в обнажении Шест ков Лог на левом берегу р. Большая Киргизка, в 11 км к северо-востоку от горо Томска, описана древесина, принадлежащая новому виду *Metasequoia*. Рассматр ваются возможные условия произрастания этого растения в данном районе в ге логическом прошлом.

Род метасеквойя, с единственным живым видом *Metasequoia glypt stroboides* Hu et Cheng, сохранился на небольшой площади на границ провинций Сычуань и Хубэй в западной части Центрального Кита Но в геологическом прошлом — в верхнемеловое время и в течение тре тичного периода — этот род был распространен почти по всему северном полушарию. В арктической зоне в начале третичного периода он доходи до северных пределов суши и произрастал в Исландии, на Шпицберген в Гренландии и на островах Канадского архипелага (Chaney, 194 1951). Только в Европе по неизвестным причинам метасеквойя был редким растением, хотя и с этой территории описывались ее пыльца, дре весина и побеги (Simpson, 1949; Schönfeld, 1955; Zalewska, 1959; Стефа нов и др., 1965).

Среди остатков метасеквойи чаще всего встречаются облиственны побеги, иногда остатки шишек и семян, но находки пыльцы и древесин очень редки. Древесина была изучена только из верхнеолигоценово бурого угля района г. Дюрена Рейнской области в Западной Германи (Schönfeld, 1955).

В настоящей статье описывается древесина метасеквойи из линз верхнеолигоценового бурого угля в обнажении Шестаков Лог, находя щемся на левом берегу р. Большая Киргизка в 11 км к северо-восток от города (от. ж.-д. станции Томск II). Анатомическое изучение иск паемых древесин и описание выполнены И. А. Шилкиной, другие раздел статьи написаны М. Г. Горбуновым. Образцы древесины хранятся в ла боратории палеоботаники Ботанического института АН СССР в Ленин граде (коллекция № 716).

Геология местонахождения

Обнажение Шестаков Лог является главным местонахождением р женской флоры, установленной по остаткам деревьев и кустарников прослоев глины реженской свиты. Геология его изучена М. Г. Горб новым, который в течение нескольких лет занимался здесь сбором отп чатков листьев и производил геологические наблюдения.

Это обнажение, находящееся в 2.1 км к северо-востоку от дер. Р женка, представляет крутой борт долины высотой до 20—25 м, котора

простирается вдоль левого берега р. Б. Киргизка примерно на 335 м вниз от устья ключа Шестаков Лог, впадающего слева в Б. Киргизку. В настоящее время река усиленно подмывает его основание у верхнего конца и в 37 м ниже устья упомянутого лога, образуя обрыв длиной 120 м и высотой 25 м. Вследствие обвалов, происходящих ежегодно весной и летом, в разных частях обрыва вскрываются в коренном залегании многочисленные слои рыхлого песка и глин третичного и четвертичного возраста. Выше устья Шестакова Лога на левом склоне р. Б. Киргизка находятся скальные выходы пород морского нижнего карбона, собранные в крутые складки.



Пень *Metasequoia sibirica* Shilkina sp. n. в буром угле (1967 г.). Обнажение Шестаков Лог на левом берегу р. Б. Киргизка, в 11 км к северо-востоку от г. Томска.

Третичные обнажения в описываемом обрыве поднимаются до высоты 9.5 м над уровнем реки. Они отчетливо разделяются на две свиты или толщи. Каспаранская свита находится в самом основании обнажения и уходит под уровень р. Б. Киргизка, где и залегает на породах морского нижнего карбона. Она сложена средне- и крупнозернистыми, кварцевыми песками, светло-коричневато-серого цвета. У кровли этой свиты пески имеют кофейно-бурый и углисто-черный цвет. Над уровнем реки пески возвышаются от 0 до 2.3 м. Реженская свита располагается выше уровня реки и залегает с перерывом на размытой и очень неровной поверхности песков Каспаранской свиты. Она сложена часто чередующимися прослоями и линзами рыхлого желтовато-серого и серого песка (толщиной 1—24 см) и слоями плотных глин коричневато-бурого, охристо-желтого и темно-серого цветов (толщиной 5—52 см). По простиранию слои довольно быстро выклиниваются и сменяют друг друга. Отчетливо выражен наклон слоев на юго-запад от 5 до 20°, обусловленный нетектоническими причинами. В самом основании отложений этой свиты находится хорошо окатанная галька кварца, кремнистых пород, плитки углисто-черного, слабо уплотненного песка Каспаранской свиты, крупные глыбы и галька плотного бурого угля. Мощность Реженской свиты изменяется от 4 до 9.5 м.

У верхнего конца обрыва обнажается линза бурого угля с наибольшей мощностью 2.25 м. Ее верхняя часть, со стороны долины Шестакова Лога, полностью размыта. Сохранившаяся часть линзы длиной 40 м, постепенно уменьшаясь в мощности, выклинивается нацело в 76 м ниже устья Шестакова Лога. Уголь залегает непосредственно на песках Каспаранской свиты и перекрывается породами реженской свиты. Но раскопки показали, что в месте выклинивания линзы уголь входит в глины реженской свиты и на расстоянии около 1 м от конца линзы подстилается этой глиной. Таким образом, уголь является частью отложений реженской свиты.

Вблизи подошвы линзы угля, чаще всего в середине ее сохранившейся части, с 1949 г. неоднократно после обвалов угля появлялись пни деревьев, всегда в вертикальном положении. Но образцы были взяты только в 1964 и 1967 гг., когда обнажались пни наибольшей толщины с древесиной хорошей сохранности. Образцы вырубались из верхнего конца пней. Наиболее крупный пень имел высоту 0.8 м и толщину 1.1 м у верхнего конца (см. рисунок). Основание пней находилось примерно на высоте 0.4 м от подошвы линзы угля. Корни пней были разрушены и связи их с почвой не наблюдалось. Если деревья произрастали непосредственно на болоте, то после их гибели разрушение корней могло произойти при погружении пней в растительную массу или позднее при уплотнении и превращении этой массы в уголь. Но кажется более вероятным, что деревья росли на соседних невысоких холмах, а их пни потом, после гибели деревьев, сносились временными водными потоками в болото или озеро, находившееся у подножия холмов, сложенных породами карбона. Но в обоих случаях геологическая одновозрастность пней с бурым углем и отложениями реженской свиты не вызывает сомнения.

Судя по отпечаткам многочисленных листьев, в некоторых прослоях глины в обнажении Шестаков Лог и на основе стратиграфических сопоставлений следует считать, что реженская свита с линзой бурого угля и древесинами имеет верхнеолигоценовый возраст (Горбунов, 1962 : 312). Но остатков фауны млекопитающих животных в третичных отложениях у Томска не найдено.

Описание материала

Образцы древесины для анатомических исследований были взяты из верхней части пяти пней. Все они принадлежат одному новому виду метасеквойи.

Metasequoia sibirica Shilkina sp. **n.**

Таблица, *1—10* (см. вклейку), рисунок

Голотип. Образец № 5 колл. 716, от пня высотой 0.8 м и толщиной 1.1 м у верхнего конца; обнажение Шестаков Лог на р. Б. Киргизка у г. Томска (сборы М. Г. Горбунова, 1967 г.). Хранится в лаборатории палеоботаники Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

Материал. Лигнитизированная древесина хорошей сохранности, шоколадно-коричневого цвета, бархатистая на изломе.

Описание. Слои прироста выражены отчетливо. Ширина слоев 20—30 трахеид. Древесина состоит из трахеид, лучевой и тяжевой паренхимы. Переход от ранней древесины к поздней постепенный, граница слоев представлена двумя-четырьмя слоями сплюснутых в радиальном направлении трахеид. Стенки трахеид тонкие, полости крупные. Поперечное сечение трахеид в ранней древесине прямоугольное, с большим радиальным диаметром, в поздней — почти квадратное. Радиальный диаметр трахеид ранней древесины 42—48 мк, поздней 24—27 мк, на границе слоев — 17—12 мк. Тангентальные диаметры трахеид обеих зон 18—30 мк.

На продольных срезах трахеиды двух типов: широкие с закругленными окончаниями в ранней древесине и узкие с заостренными окончаниями — в поздней. Поры отмечены на радиальных и тангентальных стенках. На тангентальных стенках поры одного типа, мелкие, округлые, окаймленные с округлыми или косыми отверстиями; лежат свободно в одном или двух рядах. Такого же типа поры отмечены на тангентальных и радиальных стенках древесной паренхимы.

Характерной особенностью исследованной древесины и одним из ее диагностических признаков является тип пор и поровости на радиальных стенках трахеид ранней древесины: отмечены одно-, двух- и трехрядные поры, в супротивном, смешанном и даже очередном (редко) расположении.

Однорядные поры округлые, с округлыми включенными отверстиями, лежат свободно (таблица, *3*). Диаметр пор 9—11 мк.

Двурядные супротивные поры, крупные, 10—13 мк в диаметре, занимают всю стенку трахеиды. Они обычно лежат тесно, но не смыкаются. Между ними отчетливо видны крассулы. Отверстия пор округлые, включенные (таблица, *8*).

На концах некоторых трахеид, примыкающих к лучам, отмечены двурядные и частично трехрядные поры в смешанном расположении. Эти поры либо очень крупные — до 17 мк в диаметре, либо мелкие, круглые, 9—11 мк в диаметре. Крупные поры, как правило, слиты, иногда образуют звездчатые группы из трех пор; мелкие поры всегда лежат свободно.

В одном случае на конце трахеиды можно было наблюдать отчетливо очередное расположение пор (таблица, *7*). Следует заметить, что в данном случае микроскоп сфокусирован в пространстве между порами и поэтому создается впечатление, что поры многоугольные. В действительности они округлые и лежат свободно. В средней части трахеид расположение пор супротивное.

Древесная паренхима приурочена главным образом к поздней древесине, диффузная, редкая. Поперечная стенка ее клеток горизонтально расположена, гладкая. На радиальных и тангентальных стенках клеток паренхимы имеются мелкие, окаймленные, округлые поры с косыми включенными отверстиями; поры лежат в одном или двух вертикальных рядах.

Лучи однорядные, высотой от 1 до 11, иногда до 15 слоев клеток. Все клетки лучей паренхимные, полости некоторых заполнены темно-серым зернистым содержимым. Лучевые трахеиды отсутствуют. Краевые клетки лучей имеют слабо извилистую наружную стенку и несколько отличаются по высоте от средних клеток луча. Поры на полях перекреста таксодиоидные, в количестве от 1 до 5, с большим отверстием и узким окаймлением; обычно на поле 1—3 поры, лежат в одном горизонтальном ряду, если пор 4—5 (в краевых клетках), то они расположены либо в беспорядке (таблица, *5*), либо, реже, в два горизонтальных ряда.

В трахеидах отмечены трабекулы. Септы и штриховатость отсутствуют.

Обоснование определения. Наличие таксодиоидных пор на полях перекреста указывает на принадлежность исследованной древесины к сем. *Taxodiaceae*. Среди родов, входящих в это семейство, древесина монотипного рода *Metasequoia* Miki (*M. glyptostroboides* Hu et Cheng) имеет наибольшее сходство с исследованной древесиной.

В настоящее время ископаемая древесина метасеквойи известна только из одного местонахождения в районе г. Дюрена в Западной Германии. Она описана Шенфельдом (Schönfeld, 1955) под названием *Taxodioxylon metasequoianum* Schönfeld и происходит из верхнеолигоценовых буроугольных отложений. Исследованная нами древесина из Западной Сибири отличается от *T. metasequoianum* большим числом пор на полях перекреста, более крупными трахеидами в ранней древесине и отсутствием травматических смоляных ходов.

Metasequoia sibirica из Шестакова Лога является первой находкой древесины метасеквойи на территории Советского Союза. Открытие ее ожидалось давно, так как побеги, шишки и семена метасеквойи в меловых и третичных отложениях Сибири встречаются довольно часто.

Об условиях произрастания некоторых хвойных в районе Томска

Рыхлые третичные отложения в районе Томска содержат многочисленные остатки растений в виде отпечатков листьев деревьев и кустарников, облиственных побегов и шишек хвойных, лигнитизированных семян, плодов и обломков древесины. Нередко встречаются также линзы и прослои бурого угля и растительного детрита.

Из хвойных растений в этом районе в большом количестве найдены хорошо сохранившиеся шишки сосен (*Pinus*), принадлежащие не менее чем четырем видам (Горбунов, 1958). Из сем. *Taxodiaceae* здесь росли метасеквойя (*Metasequoia* Miki), секвойя (*Sequoia* Endl.), болотный кипарис (*Taxodium* Rich.) и азиатский болотный кипарис (*Glyptostrobus* Endl.). В геологическом прошлом упомянутые роды были распространены по всему северному полушарию, включая острова Арктического бассейна, и представлены несколькими видами. В настоящее время они, кроме болотного кипариса, являются монотипными и сохранились в виде реликтов в убежищах древних флор. Последние не только удалены друг от друга на сотни и тысячи километров, но и находятся на разных континентах — в Северной Америке и Восточной Азии.

Чтобы представить условия произрастания ископаемой *Metasequoia* и сопровождающих ее хвойных в районе Томска в третичном периоде, кратко рассмотрим условия существования современных видов тех же родов, которые считаются потомками ископаемых форм.

От рода метасеквойя, кроме описываемой здесь древесины, сохранились многочисленные шишки *M. disticha* (Heer) Miki, которые найдены в поздненеогеновых отложениях обнажения Заобский Яр на левом берегу р. Оби в 67.5 км к юго-западу от Томска (Горбунов, 1957). Природные условия в области произрастания в Китае современной метасеквойи были изучены Чу и Купером (Chu a. Cooper, 1950). Родина этого вида удалена примерно на 50—80 км к юго-юго-западу от г. Ваньсянь, находящегося на р. Янцзы. На территории площадью около 800 км^2 метасеквойя растет разобщенными группами и в виде одиночных деревьев по нижним частям склонов, в долинах рек и ущельях, на высотах от 700 до 1350 м над ур. м. В настоящее время неизвестны настоящие леса из метасеквойи. Предполагается, что не существовало их и в историческом прошлом.

Лучше всего ее насаждения в полуестественном состоянии сохранились в средней и верхней части широкой плоской долины Суиса (Shui-hsa). В этой долине, укрытой от холодных северных ветров горами (высотой 1400—1500 м над ур. м.), она растет в полосе длиной 25 км и шириной менее 1.5 км вдоль реки в районе селения Суисана. Это селение находится в центре ареала, в 200 км к северо-востоку от г. Чунцина. Особенно благоприятны для нее условия вдоль небольших ручьев, в глубоких тенистых сырых и прохладных ущельях и логах с повышенной влажностью воздуха. Здесь среди деревьев, под густым покровом из многочисленных кустарников и лиан, на влажной песчаной, близкой к серовато-коричневой подзолистой почве, среди камней и гальки вдоль берегов рек и ручьев происходит ее естественное возобновление. Но и в этом убежище естественные насаждения метасеквойи за два века сельскохозяйственной деятельности сильно нарушены человеком. Как указывает Грессит (Gressitt, 1953 : 39), и здесь редко встречается более 50 деревьев вдоль одного ручья. Очень часто местные жители переносят молодые деревца на окраины рисовых полей, обочины дорог и в ограды домов. Во многих местах ареала метасеквойя в настоящее время сохранилась только в подобных посадках.

Из-за отсутствия метеорологических наблюдений в районе произрастания метасеквойи о климатических условиях этой территории обычно судят по данным метеорологических наблюдений в г. Чунцине, находящемся в долине р. Янцзы на высоте 230 м над ур. м. По данным Чэнь Ши-сюня (1961), годовое количество осадков в этом городе равно 1007.6 мм. По временам года они распределяются следующим образом (в %): весна — 25.8, лето — 40.4, осень — 28.3, зима — 5.5. Таким образом, наиболее холодное время является и наиболее засушливым. Средние температуры воздуха в Чунцине: годовая — 18.7°, самого холодного месяца (январь) — 8.0° и самого теплого (августа) — 28.9°. Лето жаркое, зима мягкая и длится 60 дней, абсолютный минимум температуры воздуха равен 0°. Таким образом, климат в этой области муссонный, умеренно

теплый, влажный, но с сухой зимой. По классификации Кеппена (1938) он относится к типу Cwa (Chu a. Cooper, 1950 : 264; Чэнь Ши-сюнь, 1961 : 171).[1]

Но район произрастания метасеквойи находится на 500—1100 м выше Чунцина, и, следовательно, климатические условия здесь менее благоприятные — зима значительно длиннее, более влажная, количество осадков больше, температура воздуха ниже, пасмурных, туманных и дождливых дней больше. Сообщения о наличии снега в этом районе противоречивы. Жители Суисапа (высота 1050 м над ур. м.) говорили Чэни (Chaney, 1948 : 512), что «снега или морозов не бывает». Но по другим данным зимой здесь появляются лед и снег. Грессит (1953 : 58) сообщает, что когда сотрудники его экспедиции в начале ноября 1948 г. возвращались из Суисапа, в горах был снегопад. Вероятно, морозы на территории распространения метасеквойи небольшие и редкие, а снег не частое явление. Если он выпадает, то на короткое время и в небольшом количестве.

По исследованиям Чу и Купера (1950), вместе с метасеквойей или на ближайшем к ней расстоянии произрастает 33 вида деревьев и 47 видов кустарников и лиан, среди которых преобладают листопадные формы. Из них хвойные представлены только четырьмя видами, гинкго находится в искусственных посадках. Есть сообщения о произрастании здесь пальмы *Trachycarpus fortunei* H. Wendl (Chaney, 1948 : 510). Таким образом, данная местность до ее сельскохозяйственного освоения, по-видимому, была покрыта в основном листопадным смешанным лесом с примесью хвойных, среди которых метасеквойя была одной из главных древесных пород.

В районе Томска в верхнем олигоцене из родов древесных растений, живущих сейчас в Китае на одной территории с метасеквойей, росли *Acer*, *Betula*, *Cornus*, *Fagus*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Populus*, *Pterocarya*, *Quercus, Salix, Sassafras, Styrax, Ulmus*.

К числу ископаемых хвойных, также имеющих родство с современным китайским растением, принадлежит *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Heer. В долине р. Б. Киргизка ниже устья Шестакова Лога в третичных отложениях встречаются семена этого вида (Дорофеев, 1963), в обнажениях Лагерный Сад в г. Томске найдены многочисленные побеги (Горбунов, 1971), а еще раньше отсюда же описаны его семена (Никитин, 1965 : 51). Единственный живой вид этого рода *G. pensilis* (Staunton) C. Koch растет на небольшой территории на побережье Южно-Китайского моря (Физико-географический атлас мира, 1964 : 112). Климат этого района, по классификации Кеппена (1938), принадлежит к типу Cwa. По Чэнь Ши-сюню (1961) климат Южн. Китая является субтропическим — температура воздуха здесь значительно выше, а количество осадков много больше по сравнению с районом произрастания метасеквойи.

Род *Sequoia* в районе Томска представлен шишками, принадлежащими виду *S. langsdorfii* (Brongn.) Heer. Они найдены в обнажении Каспаранский Яр, находящемся в 850 м от устья Шестакова Лога вниз по реке (Горбунов, 1958) и в обнажении Лагерный Сад (Горбунов, 1962 : 319). Близкий к нему современный вечнозеленый вид *Sequoia sempervirens* Endl. — знаменитое красное дерево Калифорнии и юга Орегона, произрастает в узкой прибрежной полосе на склонах Береговых хребтов, обращенных в сторону Тихого океана. Эта область характеризуется умеренно теплым, мягким и влажным океаническим климатом, со среднегодовой температурой воздуха 10—15° и количеством осадков 1000—2000 мм в год. Резкий недостаток осадков летом, на долю которых приходится только 1—5% от их годового количества, восполняется в это

[1] Буквенные индексы климатов, приведенные в нашей статье, по классификации климатов земного шара Кеппена (1938) обозначают: C — умеренно теплый и влажный климат; w — наиболее сухое время зимой; s — наиболее сухое время летом; f — постоянно влажно, осадки выпадают во все месяцы; a — температуры наиболее теплого месяца выше 22°; b — температуры наиболее теплого месяца ниже 22°.

время постоянными и густыми туманами, идущими с океана и окуть вающими леса красного дерева влажной молочно-белой пеленой (Бол 1948; Витвицкий, 1953 : 134). По Кеппену (1938), климат этого район относится к типу Csb.

В глинах обнажения Шестаков Лог в большом количестве встреча ются побеги *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, в соседних обнажения найдены чешуи шишек и семена этого растения. Современный листопа ный вид *Taxodium distichum* (L.) Rich. — болотный кипарис, сходны с ископаемой формой, растет по берегам протоков, в болотах и в топ ных лесах, в долинах рек и на равнинах морских побережий, в юг восточной части США (Физико-географический атлас мира, 1964 : 153 Обширная область распространения этого растения характеризуетс умеренно теплым и только на самом юге Флориды тропическим клим том. Осадки — от 696 до 1459 мм в год, распределяются более или мен равномерно по временам года. Среднегодовая температура воздуха и меняется в широких пределах — от 12.6° на севере ареала и до 24° н юге Флориды (Витвицкий, 1953). По Кеппену (1938), климат этой те ритории принадлежит к типу Cfa.

Из приведенного обзора следует, что все четыре рода хвойных прои растают в настоящее время в разных природных условиях и потому о личаются друг от друга по ряду свойств. Прежде всего это листопаднос и вечнозеленость, неодинаковые требования к количеству осадков, вла воздуха и почвы, количеству тепла и распределению их по времена года. Имеются различия, связанные с рельефом, почвами, материнским породами и пр. Эти различия возникли в результате длительной эволю ции указанных растений, происходившей в тесной связи с геологическо историей континентов и морей северного полушария в кайнозое. Эт процесс сопровождался неуклонным сокращением обширных территор их прошлого распространения до современных ареалов, в пределах к торых они только и сохраняют в настоящее время устойчивость к клим тическим колебаниям и способность к постоянному естественном возобновлению.

Но в районе Томска в среднетретичное время названные выше род произрастали на одной территории, рядом на глинистых и песчан почвах, в условиях одинакового рельефа. Местность здесь представля собой холмистую равнину с небольшими абсолютными и еще меньшим относительными высотами, сложенную рыхлыми песчано-глинисты отложениями. Судя по незначительному распространению залежей б рого угля, болота были не особенно большими по площади. Невысок скальные выходы карбона, вероятно, как и в настоящее время, распол гались в основном по долинам рек и логов.

Климат в районе Томска в эпоху существования реженской флор составной частью которой являются названные здесь хвойные растен был однотипным. Из-за равнинного характера местности он не мог бы дифференцированным за счет рельефа. Отсюда следует, что ископаем видам *Metasequoia, Sequoia* и *Taxodium,* а также *Glyptostrobus* бы свойственны одинаковые или сходные требования к окружающей пр родной среде и прежде всего к условиям климата. Это является наибол важным различием между ископаемыми формами и современными в дами рассматриваемых родов растений. Поэтому о специфических особе ностях или деталях климата в эпоху реженской флоры нельзя судить условиям существования современных видов хвойных, отождествляя с условиями жизни ископаемых предков. Но этим методом мы мож восстановить общие черты климата и жизненных условий того времен

Полагают, что климат на территории центральной части Западно-С бирской низменности, в том числе и в районе Томска, в среднетретичн время был теплоумеренным, равномерно влажным — типа Cfa по класс фикации Кеппена (1938). Зимние холода, очевидно, не были длите ными и особенно суровыми, но все же температура воздуха, хотя бы непродолжительное время, могла опускаться достаточно низко. Имен

подобные холодные периоды, а также поздние весенние заморозки, повторявшиеся хотя бы раз в несколько лет, и были основной причиной отсутствия или большой редкости в данной области вечнозеленых лиственных деревьев и кустарников. Достоверные остатки листьев таких растений не были найдены в пределах этой низменности еще ни разу.

Заключение

По образцам, происходящим от пяти пней из линзы верхнеолигоценового бурого угля, находящейся в обнажении Шестаков Лог в 11 км к северо-востоку от г. Томска, описывается новый вид *Metasequoia sibirica* Shilkina sp. n. Это первая находка ископаемой древесины *Metasequoia* на территории СССР. В глинах этого же обнажения найдена масса побегов *Taxodium dubium*. В соседних обнажениях найдены остатки *Sequoia langsdorfii* и *Glyptostrobus europaeus*.

Таким образом, в районе Томска в верхнем олигоцене, в условиях однотипного климата и равнинного рельефа, совместно произрастали представители четырех родов сем. *Taxodiaceae* — *Metasequoia, Sequoia, Taxodium, Glyptostrobus*. В современную эпоху эти роды, представленные в большинстве одним живым видом, сохранились вдали друг от друга в относительно небольших по площади (кроме *Taxodium*) убежищах, находящихся в разных частях Северной Америки и Китая. Каждому из этих районов свойственны свои специфические природные условия.

ЛИТЕРАТУРА

Боли А. (1948). Северная Америка. — Витвицкий Г. Н. (1953). Климаты Северной Америки. — Горбунов М. Г. (1957). Остатки рода *Metasequoia* в третичных отложениях Западной Сибири. В сб. памяти А. Н. Криштофовича. — Горбунов М. Г. (1958). Третичные сосны Западной Сибири. Бот. журн., 43, 3. — Горбунов М. Г. (1962). Очерк развития третичной флоры Западной Сибири. В кн.: Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. Тр. Сиб. н.-и. инст. геолог., геофиз. и минер. сырья, 22. — Горбунов М. Г. (1971). К стратиграфии третичных отложений в обнажении Лагерный Сад у г. Томска. ДАН СССР, 196, 5. — Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири. — Кеппен В. (1938). Основы климатологии (климаты земного шара). — Никитин П. А. (1965). Аквитанская семенная флора Лагерного Сада. — Стефанов Б., Б. Китанов, А. Петкова. (1965). Едно находище на фосилни материали от *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng в миоцене на северна България. Годишн. на Софийск. унив., 58, 2. — Физико-географический атлас мира. (1964). — Чэнь Ши-сюнь. (1961). Климат Китая. — Chaney R. W. (1948). The Bearing of the Living *Metasequoia* on Problems of Tertiary Paleobotany. Proceed. Nation. Acad. Sci. USA, 34, 11. — Chaney R. W. (1951). A Revision of Fossil *Sequoia* and *Taxodium* in Western North. America based on the recent discovery of *Metasequoia*. Trans. Amer. Philosoph. Soc., new. ser. 40, 3. — Chu K. L. a. W. S. Cooper. (1950). An ecological reconnaissance in the native home of *Metasequoia glyptostroboides*. Ecology, 31, 2. — Greguss P. (1955). Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. — Gressitt J. L. (1953). The California Academy — «Lingnan dawn» — redwood expedition. Proceed. Californ. Acad. Sci. Fourth ser., 28, 2. — Schönfeld E. (1955). *Metasequoia* in der westdeutschen Braunkohle. Senckenberg. lethaea, 36, 506. — Simpson J. B. (1949). Fossil pollen *Metasequoia* Type. Nature, 163, 4150. — Zalewska Z. (1959). In Flora kopalna Turowa kolo Bogatyni. Prace Muzeum Ziemi, 3.

Томский государственный университет
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 III 1971).

SUMMARY

In a small lens of upper-oligocene brown coal, located in the Shestakov Log baring, on the left bank of Bolshaya Kirgizka river, 11 km south-east of Tomsk, 5 stumps, standing vertically have been found. Anatomical study has shown that all of them

pertain to the new species ***Metasequoia sibirica*** Shilkina, sp. nov. This is the first ding of ***Metasequoia*** wood on the territory of the U. S. S. R.

In the same baring, but in clay strata, prints of shoots of *Taxodium dub* (Sternb.) Heer in mass quantities have been found, as well as leave prints of t and bushes of Ryazhensk flora. In neighbouring barings cones of *Sequoia langsd* (Brongn.) Heer and remnants of shoots of ***Glyptostrobus europaeus*** (Brongn.) I are found.

All the four genera of coniferous, pertaining to the family *Taxodiaceae* in Tomsk region have been growing in upper oligocene, one near another, in com climatic conditions, on slightly hilled plane, raised just a little above the sea l All the genera, except *Taxodium*, are nowadays monotypic and have survived in s rated, mostly rather small in area, regions of North America (*Sequoia*, *Taxodium*) in China (*Metasequoia*, *Glyptostrobus*), having somewhat different climatic conditi

УДК 582 : 582.683.2 (47+57)

СООБЩЕНИЯ

Е. Я. Зяблицкая

К ПОЗНАНИЮ СИСТЕМЫ ВИДОВ *ARABIDOPSIS* HEYNH., ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В СССР

E. YA. ZYABLITSKAYA. TO THE KNOWLEDGE OF SPECIES *ARABIDOPSIS* HEYNH., GROWING IN THE U. S. S. R.

Излагается история классификации сем. *Brassicaceae* и описания видов *Arabidopsis*. Автор пришел к выводу, что для выяснения отношений *Arabidopsis* с другими близкими родами — *Arabis*, *Cardaminopsis* и *Sisymbrium* необходимо применение ряда методов современной систематики (гибридологического, цитологического и географического). Объем рода *Arabidopsis* нельзя считать окончательно установленным. Для уточнения объема рода и взаимоотношений видов внутри него целесообразно также применение статистических методов.

Род *Arabidopsis* относится к сем. *Brassicaceae*, которое входит в порядок *Capparales* класса *Magnoliatae* отдела *Magnoliophyta* (Тахтаджян, 1966).

Чтобы понять некоторую «искусственность» рода, придется остановиться на изложении основных принципов классификации семейства, которые мы приводим по М. И. Котову (Флора УССР, 1953) и Бергер (Berger, 1965).

Линней (Linné, 1753) различал в сем. крестоцветных две группы — стручочковые и стручковые. Гертнер (Gärtner, 1791, — цит. по: «Флора УССР», 1953 : 205) выделил в этом семействе подсемейства по различному положению зародышевого корешка в момент прорастания семени. Декандоль (De Candolle, 1821, — цит. по: «Флора УССР», 1953 : 205) объединил обе системы, выделив пять подсемейств. Прантль (Prantl, 1891, цит. по: «Флора УССР», 1953 : 206) расширил систему Декандоля; основное значение в подразделении этого семейства на группы он придает строению рылец (трибы) и форме медовых железок, плодов и семян (подтрибы) Система, предложенная Гайеком (Hayek, 1910—1911, цит. по: «Флора УССР» 1953 : 206), основана на различиях выделяемых групп по строению плода, положению зародышевого корешка, местонахождению мирозиновых клеток и на данных цитологии. Эта система наряду с системой Прантля стала общепринятой, но ее нельзя считать окончательной, так как она не отражает полностью истинных отношений между родами этого семейства. В обзоре классификации крестоцветных Бергер (Berger, 1965) вполне справедливо отмечает субъективный подход к оценке значимости тех или иных морфологических признаков. Она полагает, что для установления естественной филогенетической системы крестоцветных недостаточно использования только морфологических и анатомических методов, а необходимо еще непосредственное доказательство степени генетического родства между видами (Berger, 1965).

Близкие к *Arabidopsis* роды различают по следующим признакам (по «Флоре СССР», 1939).

1. Зародыш краекорешковый . . . .
— Зародыш спинкокорешковый или складчатый . . . .
2. Стручки сидячие, без плодоножки . . . . *Arab*
— Стручки на плодоножке . . . . *Cardaminops*
3. Зародыш спинкокорешковый, стручки с однорядно расположенны семенами . . . .
— Зародыш складчатый, стручки с двурядно расположенными с менами . . . . *Diplotax*
4. Опушение из простых и разветвленных волосков, цветки распол гаются на оси соцветия . . . . *Arabidops*
— Опушение только из простых волосков, цветки сидят в пазухах сте левых листьев . . . . *Sisymbriu*

Сомнение в самостоятельности рода *Cardaminopsis* выразил Лайб (Laibach, 1958). В качестве одного из аргументов он приводит пример нередкой спинкокорешковости, тогда как считается, что у этого рода з родыш краекорешковый. У просмотренных нами семян *C. arenosa* отм чены оба типа семян и семена с промежуточным положением корешк *Diplotaxis* имеет стручки с двурядным расположением семян, одна этот же признак отмечен (наряду с отсутствием лепестков) в качест видового признака для *Arabidopsis parvula*. *Sisymbrium* характеризует спинкокорешковым зародышем, но у *S. officinale*, просмотренного нам семядоли складчатые, что отмечено в качестве признака рода *Diplotax* *Arabis* — род с краекорешковым зародышем, но *A. muralis* имеет зар дыш спинкокорешковый, что характерно для рода *Arabidopsis*.

На наш взгляд, эти очень серьезные противоречия в характеристи родов свидетельствуют о том, что все предложенные системы классифи кации сем. *Brassicaceae* далеки от совершенства. Взаимоотношения ро *Arabidopsis* с другими близкими к нему родами остаются все еще н ясными.

Рассмотрим теперь историю изучения рода *Arabidopsis*, учтя измен ния и дополнения в трактовке объема рода, которые произошли пос обработки этого семейства Н. А. Бушем для «Флоры СССР» (1939).

Линней (Linné, 1753) описал *Arabis thaliana* L., назвав его в чес Иогана Таля, написавшего первую «Harzflora». На основании различи в положении зародышевого корешка Гай и Моннард перевели *Arab thaliana* L. в род *Sisymbrium* (Gay et Monnard, 1826). Хайнхольд (Hо et Heynhold, 1842) описал род *Arabidopsis* с единственным видом - *A. thaliana* (L.) Heynh. В качестве синонимов этого вида он указал *Ar bis thaliana* L. и *Sisymbrium thalianum* Gay et Monnard. Типом рода в последующие систематики считают *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. О нако в морфологическом описании рода нет указаний на то, что же со ственно послужило основанием для выделения *Arabidopsis* из *Sisymbriu* Далее, Н. А. Бушем (Busch, 1909) к роду *Arabidopsis* были присоеди нены еще три вида: *A. pumila* (Steph.) N. Busch (*Sisymbrium pumi* Steph.), *A. toxophylla* (M. B.) N. Busch (*Arabis toxophylla* M. B.) *A. verna* (C. Koch) N. Busch. Последнему виду В. П. Бочанцев (196 вернул его приоритетное наименование — *Drabopsis nuda* (Belang Stapf. Разделив род на две секции по морфологическим признака Н. А. Буш указал виды, относимые им к этим секциям. Кроме уже пер численных выше, он приводит еще *A. wallichii* (Hook. f. et Thoms N. Busch (*Sisymbrium wallichii* Hook. f. et Thoms.) и *A. griffithia* (Boiss.) N. Busch (*Sisymbrium griffithianum* Boiss.). В первоописани под названием *S. griffithianum* Boiss. (sect. *Arabidopsis* DC.) автор вид Буасье (Boissier, 1853), отметил среди диагностических признаков сл дующие: «...лепестки белые...» и «...цветоножка очень короткая, вн отогнутая...». Из этого можно заключить, что и *A. griffithiana* (Boiss N. Busch должен быть белолепестным. Однако образцы этого вида в Ге барии Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова (в Лени граде) желтолепестные. Буш ничем не обосновал необходимость отгр

ничения *A. griffithiana* от других видов рода (как, впрочем, и других своих видов). Мы этих различий также не обнаружили и поэтому не можем признать за этим видом таксономической самостоятельности. Признание этого вида другими авторами следует считать ошибочным (Schulz, 1924, Флора Туркмении, 1948). Мы имеем семенной материал природных популяций *A. griffithiana* из Туркмении. Культивирование этого вида одновременно с другими видами *Arabidopsis* позволило убедиться в том, что в морфо-физиологическом отношении он близок к *A. pumila*, отличаясь от последнего более короткой цветоножкой, в редких случаях вниз отогнутой ко времени созревания стручка. *A. pumila* — широко распространенный вид (Передняя Азия, Малая и Средняя Азия)), представленный большим числом форм (Schulz, 1924; Флора Туркмении, 1948), с числом хромосом 2n=32 (Ginter a. Ivanov, 1968). Эти же авторы приводят для *A. griffithiana* 2n=32. Можно предположить, что все то, что относили к *A. griffithiana*, не что иное, как одна из форм *A. pumila*. Шульц описал для *A. pumila* вариацию *xerophyla* (Fourn.) O. E. Schulz, у которой ножки стручков весьма короткие (Schulz, 1924). Во «Флоре Ирана» (Flora Iranica, 1967) *A. griffithiana* отнесена в синонимы *A. pumila*.

Вернемся к истории описания видов *Arabidopsis*. В 1913 г. Буш привел *A. mollissima* (C. A. Mey.) N. Busch (*Sisymbrium mollissima* C. A. Mey.) для «Флоры Сибири и Дальнего Востока». Затем Шульц (Schulz, 1924) присоединил к этому роду еще один вид — *A. parvula* (Schrenk) Schulz (*Diplotaxis? parvula* Schrenk), а В. П. Бочанцев (1959) создал новую комбинацию — *A. bursifolia* (DC.) Botsch. и описал новый вид — *A. korshinskyi* Botsch. (Бочанцев, 1965).

Что касается *Arabidopsis suecica* (Fries) Norrl., то этот вид имеет сложную номенклатурную историю, подробно изложенную Лёве (Löve, 1961). В морфологическом отношении он является промежуточным между *Arabidopsis thaliana* и *Cardaminopsis arenosa*, что было подтверждено цитологическими и генетическими данными (*A. suecica* одинаково хорошо скрещивается с *A. thaliana* и *C. arenosa*). На этом основании Лёве (1961) установил новый род — *Hylandra* с единственным пока видом *H. suecica* (Fries) Löve.

На территории СССР произрастают восемь видов *Arabidopsis* — *A. thaliana* (L.) Heynh., *A parvula* (Schrenk) O. E. Schulz, *A. wallichii* (Hook. f. et Thoms.) N. Busch, A. *pumila* (Steph.) N. Busch, *A. korshinskyi* Botsch., *A. toxophylla* (M. B.) N. Busch, *A. mollissima* (C. A. Mey.) N. Busch, *A. bursifolia* (DC.) Botsch. Мы имели возможность исследовать только четыре из восьми видов, произрастающих на территории нашей страны, поскольку для остальных четырех отсутствуют свежие сборы. Этим объясняется пробел в цитологическом и географическом изучении этих видов (*A. parvula*, *A. mollissima*, *A. bursifolia*, *A. toxophylla*) и рода в целом.

На основании морфологических особенностей все виды можно объединить в три группы.

Первая группа включает *A. thaliana*, *A. parvula* и *A. wallichii*; все виды имеют нестеблеобъемлющие листья.

A. thaliana — белолепестный вид, одно- или двулетний, с клиновидными в основании стеблевыми листьями; по данным Н. Н. Титовой (1935) 2n=6, по «Flora Europaea» (1964) и данным всех других авторов, исследовавших этот вид, 2n=10.

A. parvula — лепестки отсутствуют, однолетник, стеблевые листья линейные; цитологически вид не изучен.

A. wallichii — лепестки белые или розовые, одно- или двулетний вид, стеблевые листья черешковые; 2n=16 (Ginter a. Ivanov, 1968).

Вторая группа видов объединяет *A. mollissima*, *A. toxophylla* и *A. bursifolia*; виды со стреловидными стеблеобъемлющими листьями, белыми лепестками, двулетние или многолетние; для *A. toxophylla* уста-

новлено 2n=12 (Титова, 1935) и 2n=24 (Flora Europaea, 1964 остальные виды цитологически не изучены.

Третья группа видов объединяет *A. pumila* и *A. korshinskyi*, имеı щие желтолепестные цветки и стеблеобъемлющие листья (у *A. ko shinskyi* стеблевые листья могут отсутствовать); однолетние. У *A. pumi* 2n=32 (Титова, 1935; Flora Europaea, 1964; Ginter a. Ivanov, 1968 а у *A. korshinskyi* 2n=48 (Ginter a. Ivanov, 1968).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ARABIDOPSIS

1. Стеблевые листья нестеблеобъемлющие (секция *Arabidopsis*), лепесті белые, розовые или отсутствуют . . . .

— Стеблевые листья стеблеобъемлющие (секция *Toxites* N. Busch), л пестки белые или желтые . . . .

2. Растение голое, лепестки отсутствуют, стручки с двурядным расп ложением семян . . . . *A. parvul*

— Растения опушенные, лепестки имеются, стручки с однорядным ра положением семян . . . .

3. Опушение в основном из ветвистых многолучевых волосков, стручı серповидно изогнутый, резко переходящий в короткий носı 2n=16 . . . . *A. wallich*

— Опушение из 2—3-вильчатых волосков, стручок прямой, без четı выраженного носика; 2n=10 . . . . *A. thalian*

4. Лепестки желтые; виды однолетние . . . .

— Лепестки белые; виды двулетние и многолетние . . . . . .

5. Перегородка в стручке отсутствует или она дырчатая, стручок коро кий, переходящий в короткий носик; стеблевые листья могут о сутствовать, 2n=48 . . . . *A. korshinsky*

— Перегородка, как правило, цельная, стручки длинные, без ясно выр женного носика; стеблевые листья всегда имеются; 2n= . . . . *A. pumil*

6. Опушение из 2—3-вильчатых волосков; семена однорядні . . . . *A. mollissim*

— Опушение из ветвистых многолучевых волосков или смешанное; с мена расположены в стручке двурядно . . . .

7. Верхняя часть стебля голая; 2n=12, 2n=24 . . . *A. toxophyl*

— Верхняя часть стебля опушена простыми волосками . . *A. bursifol*

Заключение

Традиционные морфологические критерии позволяют более или мен успешно классифицировать виды в пределах рода *Arabidopsis* Heynh.

Выяснение отношений *Arabidopsis* с другими близкими к нему р дами — *Arabis*, *Cardaminopsis* и *Sisymbrium* и филогенетических связ внутри рода *Arabidopsis* требует применения ряда методов современн систематики (гибридологического, цитологического и географическог Сравнительно молодая область современной систематики, математическ таксономия, интенсивно разрабатываемая в последние годы, открыва новые возможности для исследования филогенетических взаимоотнош ний низших таксонов (Шмидт, 1962; Гамбарян, 1965; Меницкий, 196 Пименов, 1968, и др.). Применение ее методов перспективно и д выяснения взаимоотношений внутри рода *Arabidopsis*. Для проведені этих работ необходимо наличие свежего материала из разных географ ческих районов нашей страны.

Автор приносит искреннюю благодарность В. П. Бочанцеву В. И. Иванову за ценные замечания, сделанные в ходе обсуждені статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1959). Критические заметки о крестоцветных. Бот. матер. Гербария Бот. инст. им. В. Л. Комарова, 19. — Бочанцев В. П. (1963). Номенклатурные заметки. II. Бот. матер. Гербария Бот. инст. им. В. Л. Комарова, 22. — Бочанцев В. П. (1965). Новые виды из Средней Азии. Новости систематики высш. растений. — Буш Н. А. (1913). Флора Сибири и Дальнего Востока, I. — Гамбарян П. П. (1965). Таксономический анализ рода *Pinus* L. Изв. АН Арм. ССР, 18, 8. — Меницкий Ю. Л. (1968). Применение канонического и дискриминантного анализа в ботанике (на примере кавказских дубов). Журн. общ. биолог., 29, 3. — Пименов М. Г. (1968). Систематическая группировка видов рода *Angelica* L. СССР по коэффициентам сходства. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 73, 1. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Титова Н. Н. (1935). Поиски растительной дрозофилы. Сов. бот., 2. — Шмидт В. М. (1962). Биометрическое исследование систематических отношений видов и форм *Odontites* Zinn северо-запада СССР. Вестн. ЛГУ, 1, 3. — Флора СССР. (1939). VIII. Род *Arabidopsis* Heynh. — Флора Туркмении. (1948). III. Род *Arabidopsis* Heynh. — Флора УССР. (1953). V. Семейство крестоцветных. — Berger B. (1965). The taxonomic confusion within *Arabidopsis* and allied genera. In: *Arabidopsis* Research, Rep. Inst. Symp. Univ. Göttingen, Apr. 21—24. — Boissier E. (1853). Diagnoses plantarum novarum praesertium orientalium, ser. 2, 1. — Busch N. (1909). Flora caucasica critica, 3, 4. — Flora Europaea. (1964). 1. *Arabidopsis* Heynh. — Flora Iranica. (1967). 57. *Arabidopsis* Heynh. — Gaydin J. et I. P. Monnard. (1826). *Sisymbrium thalianum.* Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 7 : 399. — Ginter T. N. a. V. I. Ivanov. (1968). Chromosome numbers in *Arabidopsis* species. *Arabidopsis* informations service, 5. — Holl F. et G. Heynhold. (1842). Flora von Sachsen., 1. — Laibach Fr. (1958). Über den Artbastard *Arabidopsis suecica* (Fr.) Norrl.×*A. thaliana* (L.) Heynh. und die Beziehungen zwischen den Gattungen *Arabidopsis* Heynh. und *Cardaminopsis* (C. A. Meyer) Hay. Planta Archiv wissensch. Bot., 51, 2. — Linné C. (1753). Species plantarum. — Löve A. (1961). *Hylandra* — a new genus of *Cruciferae.* Svensk. Bot. Tidskr., 55, 1. — Schulz O. E. (1924). In: Engler. Das Pflanzenreich, 86, IV, 105. *Sisymbrieae.*

Научно-исследовательский институт медицинской радиологии, г. Обнинск.

(Получено 17 III 1971).

УДК 582.675.1

А. А. Пономаренко и Г. П. Яковлев

МНОГОЦВЕТКОВАЯ ФОРМА *ADONIS AMURENSIS* REGEL ET RADDE

С 2 рисунками

A. A. PONOMARENKO AND G. P. YAKOVLEV. MULTIFLOWER FORM OF *ADONIS AMURENSIS* REGEL ET RADDE

Собирая весной 1970 г. горицвет амурский для фитохимического исследования, мы дважды наряду с обычной одноцветковой формой встретили многоцветковую. Она была найдена в районе сел Корфовского и Сарапульского Хабаровского края (рис. 1).

Позднее в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР мы обнаружили еще несколько многоцветковых экземпляров *Adonis amurensis* из различных районов Хабаровского края (оз. Ханка, окрестности с. Троицкого, А. Черский, М. Черская; Хехцир, Красная речка, Т. Н. Солохин; ст. Бабстово, С. Коржинский; Хабаровск, Красная речка, Десулави).

Многоцветковая форма *A. amurensis* отличается от одноцветковой, описанной Э. Регелем (Regel, 1861), более мощным ростом, красно-фиолетовыми, более толстыми стеблями, наличием одного центрального и нескольких обычно более мелких боковых цветков, сидящих на отдельных олиственных побегах.

Эти находки позволяют внести некоторые разграничения в сравнительные морфологические характеристики двух близких видов — *Adonis amurensis* Regel et Radde и *A. ramosa* Franchet.



Рис. 1. Многоцветковый экземпляр *Adonis amurensis* Regel et Radde.

Многоцветковые формы, как выяснилось, хотя и напоминают указанной особенностью близкий к *A. amurensis* японский вид — *A. ramosa*, должны быть безоговорочно отнесены к первому виду. Этот вывод вполне подтверждается тем, что многоцветковые и одноцветковые формы, по нашим наблюдениям, в двух случаях составляли единую популяцию.

Существование многоцветковых форм у нашего вида требует внесения дополнительных корректив в сравнительные характеристики *A. amurensis* и *A. ramosa*.

Эти два вида часто не различаются систематиками, и во флоре Японии (Ohwi, 1965) указывается один вид — *A. amurensis*. Между тем П. Г. Горовой и Н. Н. Гурзенков (1969) и монограф рода Л. Г. Симонович (1965) считают, что континентальная и островная расы стойко различаются между собой. Горовой, например, указывает, что *A. ramosa* по преимуще-



Рис. 2. Доли первого порядка прикорневых листьев.
А — *Adonis ramosa* Franchet; *Б* — *A. amurensis* Regel et Radde.

ству является растением ветвистым и многоцветковым, тогда как материковый вид — *A. amurensis* всегда одноцветковый с хорошо развитым опушением (в противоположность почти голому первому виду). Кроме того, отмечаются различия в длине чашелистиков и столбиков и в общих размерах растений.

Согласно нашим наблюдениям, с учетом находок многоцветковой формы, стойкие отличия *A. amurensis* и *A. ramosa* сводятся к следующему.

Столбики изогнуты от основания; прикорневые листья четырежды непарно перисто рассеченные, их черешки равны по длине пластинке, конечные доли округленно или туповато заостренные... *A. amurensis* (рис. 2).

Столбики на 1/3 длины от основания прямые, далее крючковато изогнутые; прикорневые листья трижды перисто рассеченные, их черешки в несколько раз короче пластинки, конечные доли тонко заостренные... *A. ramosa* (рис. 2).

A. amurensis распространен в Приморском и Хабаровском краях, Сахалине, в Северо-Восточном Китае и на п-ове Корея, тогда как аре *A. ramosa* ограничен островами Хонсю и Хоккайдо и Южными Кури скими островами (о. Кунашир).

Возможно, что многоцветковая форма *A. amurensis*, отмеченная по лишь для Хабаровского края, встречается и в других районахареа Вполне вероятно, например, что приводимая Накаи (Nakai, 1952) д п-ова Корея особая разновидность *A. amurensis* var. *ramosa* не имеет (ношения к японской островной расе, но аналогична нашей многоцветков форме.

ЛИТЕРАТУРА

Горовой П. Г., Н. Н. Гурзенков. (1969). Новый для флоры СССР *Adonis ramosa* Franch. и критические заметки по дальневосточным видам *Adoni* Бот. журн., 54, 1. — Симонович Л. Г. (1965). Критические заметки об *Adonis mosa* Franch. Бот. журн., 50, 2. — Nakai T. (1952). A Synoptical Sketch of Kor Flora. Bull. Nat. Sci. Museum, 31. — Ohwi T. (1965). Flora of Japan. — Regel (1861). Aufzählung der Radde in Baikalien, Dahurien und am Amur sowie der v Herrn von Stubendorff auf seiner Reise durch Sibirien nach Kamtschatka und der v Rieder, Kusmisscheff und Anderen in Kamtschatka gesamelten Pflanzen. Bull. S Nat. Moscou, XXXIV, II.

Ленинградский химико-фармацевтический институт.

(Получено 6 II 1971).

УДК 58 (477.75)5

Ю. А. Лукс и И. В. Крюкова

ОБ ОХРАНЕ РЕДКИХ И ЦЕННЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ КРЫ

YU. A. LUKS AND I. V. KRYUKOVA. ON THE PROTECTION OF RARE AND VALUAB PLANTS OF THE CRIMIAN FLORA

В марте 1968 г. в Ленинграде состоялось Совещание по вопросам ор низации охраны ботанических объектов, созванное Академией наук СС и Всесоюзным ботаническим обществом. В резолюции этого совещан написано: «Считать основной задачей на ближайшие годы составление публикацию списков редких и ценных растений флоры СССР и расти ных сообществ, требующих охраны в первую очередь». Полностью п держивая это указание, следует считать не менее важным и совершен безотлагательным составление списков редких и ценных растений — о ектов массовых сборов, широкой торговли и промышленных заготов Это касается растений, дающих лекарственное, пищевое и техничес сырье, а также красивоцветущих растений. Как правило, наиболь опасности уничтожения подвергается все самое редкое, ценное и са красивое из дикорастущих растений! Охрана и объявление всех э растений заповедными (при строгом контроле за выполнением стат заповедности) — единственный путь предотвращения вполне возможн скорого вымирания наиболее ценных растений и одновременного зна тельного обеднения флоры того или иного района.

До последнего времени в Крыму не было заповедных и охраняем растений. Ежегодно возрастающие сборы и заготовки дикорасту крымских растений, торговля красивоцветущими растениями оставал совершенно бесконтрольными, приняли огромные масштабы и стали уг жать существованию целого ряда видов. Многие красивоцвету а также лекарственные и технические растения из широкораспростран ных стали редкими и исчезающими, а некоторые — редчайшими или д совершенно исчезли. Потребовались экстренные меры действенной щиты природных растительных богатств Крыма.

Исполнительный комитет Ялтинского городского совета депутатов трудящихся своим решением № 226 от 14 апреля 1971 г. «Об охране редких дикорастущих растений» утвердил списки дикорастущих растений Крыма, подлежащих первоочередной охране. Эти списки были представлены Государственным Никитским ботаническим садом и Ялтинским городским отделением Украинского общества охраны природы и содействия развитию природных богатств. Списки растений были составлены авторами настоящего сообщения.

Решение «Об охране. . .» сформулировано следующим образом:

«1. В целях сохранения редких, ценных и исчезающих дикорастущих растений на территории района г. Ялты [1] и улучшения их естественного воспроизводства запретить:

а) массовый и любительский сбор и продажу цветов, выкопку луковиц, клубнелуковиц, клубней, корневищ и корней, а также сбор любых частей растений в качестве технического и лекарственного сырья следующих наиболее редких и ценных травянистых растений:

1. Цикламен Кузнецова («альпийская фиалка», или дрява) — *Cyclamen kuznetzovii* Kotov et Czernova.
2. Прострел крымский («сон-трава») — *Pulsatilla taurica* Juz.
3. Тюльпан Биберштейна — *Tulipa biebersteiniana* Schult.
4. Тюльпан Калльe — *T. callieri* Halácsy et Lévier.
5. Тюльпан коктебельский — *T. koktebelica* Junge.
6. Тюльпан Шренка (степной и горный) — *T. schrenkii* Regel s. l.
7. Пион Биберштейна — *Paeonia biebersteiniana* Rupr.
8. Пион камнелюбивый — *P. lithophila* Kotov.
9. Пион крымский — *P. triternata* Pall. ex DC.
10. Пион тонколистный — *P. tenuifolia* L.
11. Крокус (Шафран) золотистый — *Crocus aureus* Sibth. et Smith.
12. Крокус (Шафран) сетчатый — *C. reticulatus* Stev. ex Adam.
13. Крокус (Шафран) крымский — *C. tauricus* (Trautv.) Puring.
14. Крокус (Шафран) Палласа — *C. pallasii* Goldb.
15. Крокус (Шафран) прекрасный — *C. speciosus* M. B.
16. Башмачок настоящий — *Cypripedium calceolus* L.
17. Комперия Komперова — *Comperia comperana* (Stev.) Aschers. et Graebn.
18. Офрис («пчелки») крымский — *Ophrys taurica* (Agg.) Nevski.
19. Офрис («пчелки») пчелоносный — *O. apifera* Huds.
20. Офрис («пчелки») оводоносный — *O. oestrifera* M. B.
21. Ремнелепестник козий — *Himantoglossum caprinum* (M. B.) Spreng.
22. Лимодорум недоразвитый — *Limodorum abortivum* (L.) Sw.
23. Ятрышник бледный — *Orchis pallens* L.
24. Ятрышник мужской — *O. mascula* L.
25. Ятрышник провансальский — *O. provincialis* Balb.
26. Ятрышник обезьяний — *O. simia* Lam.
27. Ятрышник раскрашенный — *O. picta* Loisel.
28. Ятрышник пурпурный — *O. purpurea* Huds.
29. Пальчатокоренник римский — *Dactylorhiza romana* (Seb. et Maur.) Soó.
30. Анакамптис пирамидальный — *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.
31. Кокушник комарниковый — *Gymnadenia conopsea* R. Br.
32. Резуха кавказская — *Arabis caucasica* Willd.

б) массовый сбор и продажу цветов, выкопку луковиц, клубнелуковиц, клубней, корневищ и корней, сбор любых частей растений в качестве технического и лекарственного сырья следующих травянистых растений:

1. Адонис весенний — *Adonis vernalis* L. .
2. Валериана лекарственная — *Valeriana officinalis* L. s. l.

---

[1] В пределах так называемой Большой Ялты, от мыса Сарыч на западе и до горы Аюдаг (г. Медведь) на востоке. Примечание авторов.

3. Подснежник складчатый (п. крымский) — *Galanthus plicatus* M. B.
4. Ландыш майский — *Convallaria majalis* L.
5. Крокус (Шафран) узколистный (к. сузианский) — *Crocus angustifolius* Westb. (*C. susianus* Ker-Gawl.).
6. Первоцвет обыкновенный (п. бесстебельный) — *Primula vulgaris* Huds. (*P. acaulis* [L.] Hill).
7. Первоцвет крупночашечный — *P. macrocalyx* Bunge.
8. Ятрышник клопиный — *Orchis coriophora* L.
9. Ятрышник трехзубчатый — *O. tridentata* Scop.
10. Фиалка крымская — *Viola oreades* M. B.
11. Вечерница матроны («ночная фиалка») — *Hesperis matronalis* L.
12. Вечерница Стевена — *H. steveniana* DC.
13. Зубянка пятилистная — *Dentaria quinquefolia* M. B.
14. Пролеска двулистная — *Scilla bifolia* L.
15. Пролеска пониклая — *S. cernua* Redoute.
16. Иглица подъязычная — *Ruscus hypoglossum* L.

2. Объявить строго охраняемыми следующие ценные породы деревьев:

1. Земляничник мелкоплодный — *Arbutus andrachne* L.
2. Можжевельник высокий (или М. древовидный) — *Juniperus excelsa* M. B.
3. Фисташка туполистная (или «кевовое дерево») — *Pistacia mutica* Fisch. et Mey.
4. Тисс ягодный — *Taxus baccata* L.
5. Сосна Станкевича (или С. судакская) — *Pinus stankewiczii* (Sukacz.) Fomin.

3. С 1 января 1972 г. запретить заготовку иглицы понтийской (*Ruscus ponticus* Woronow ex Grossh.) в качестве материала для изготовления метел, а также сбор и продажу иглицы понтийской в качестве букетов».

К сожалению, пока нам не удалось настоять на необходимости охраны ладанника крымского *Cistus tauricus* C. Presl, естественные запасы которого сильно истощены, а промышленная заготовка в качестве технического сырья продолжает оставаться очень большой, угрожающей истреблению этого ценного растения, одного из эдификаторов крымской южнобережной растительности средиземноморского типа.

Надо надеяться, что исполнительный комитет Симферопольского областного Совета депутатов поддержит решение исполнительного комитета Ялтинского городского Совета депутатов и распространит действие решения «Об охране редких дикорастущих растений» на территорию всей Крымской области. Тем самым первые 54 вида самых редких и ценных крымских дикорастущих растений будут взяты под охрану и заповеданы.

Можно считать, что в Крыму уже начались первые активные действия по сохранению всего наиболее ценного из местных дикорастущих растений. Вышепоименованные в решении виды растений полностью войдут, конечно, в подготавливаемый сейчас нами (Ю. А. Лукс и И. В. Крюкова) к печати более полный список растений флоры Крыма, подлежащих объявлению заповедными и охраняемыми.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

(Получено 19 VII 1971).

УДК 581.9 : 582.669.2 (575)

Д. Х. Юхананов

РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ACANTHOPHYLLUM* C. A. MEY. И *ALLOCHRUSA* BUNGE НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕЙ АЗИИ

С 5 рисунками

D. H. YUKHANANOV. THE DISTRIBUTION OF SOME SPECIES OF *ACANTHOPHYLLUM* C. A. MEY. AND *ALLOCHRUSA* BUNGE ON THE TERRITORY OF MIDDLE ASIA

В статье рассматривается распространение 18 видов *Acanthophyllum* С. А. Меу. и *Allochrusa* Bunge на территории Средней Азии. Проведен географо-генетический анализ распространения видов, которые объединены в 6 географо-генетических групп. Этот анализ позволил высказать предварительные соображения о путях эволюции и расселения указанных видов на территории Средней Азии.

Важным объектом исследований ботаников, химиков, фармакологов и медиков являются растения, содержащие тритерпеновые сапонины. Среди них род *Acanthophyllum* (сем. *Caryophyllaceae*) считается наиболее сапониноносным: содержание сапонинов у некоторых его видов достигает 50% (Делекторская, 1949). Виды *Acanthophyllum* содержат сапонин — гипсозид (или близкий к нему по структуре гликозид), испытывающийся в медицине как противосклеротическое средство (Турова и др., 1965).

Географическое распространение видов *Acanthophyllum* изучено недостаточно. Изучая распространение видов *Acanthophyllum* флоры Средней Азии, мы убедились, что не все виды, выделенные Б. К. Шишкиным (1936) при обработке рода для «Флоры СССР», морфологически обособлены и были вынуждены некоторые из них отнести к синонимам описанных ранее видов, как уже делалось в более новых обработках (Сосков, 1968, и др.). В определении взаимоотношений *Acanthophyllum* и *Allochrusa* мы основываемся на обработке П. Н. Овчинникова (1968) во «Флоре Таджикистана», который признает самостоятельность рода *Allochruca*, как и Буассье в своих ранних работах (Boissier, 1867).

При сборе дополнительных сведений о распространении видов этих родов пункты их нахождения были выписаны нами из гербариев ботанических учреждений Москвы, Ленинграда, Ташкента, Алма-Аты, Душанбе и Ашхабада; учтены также наши сборы и литературные данные. При нанесении контуров ареалов на карту мог сказаться субъективный подход автора. Однако сами местонахождения представляют объективный фактический материал, который и был положен в основу обзора распространения видов. Ниже дается краткая эколого-географическая характеристика видов, расположенных в порядке, принятом во «Флоре СССР» с картами распространения видов из каждой секции родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*.

Род ACANTHOPHYLLUM С. А. Меу.

Полукустарнички с подушковидной, реже кустообразной формой роста, 20—40 см высоты, редко более. Листья остро-колючие. Род включает около 50 видов, распространенных в аридной субтропической зоне преимущественно в Юго-Западной Азии. На востоке ареал рода достигает Средней Азии, Афганистана, Ирана, Белуджистана и Северной Монголии. Основная масса сосредоточена в горах Средней и Передней Азии (Index Kewensis, 1896—1966).

Секция 1. **Oligosperma** Schischk.[1]

1. **Acanthophyllum pungens** (Bunge) Boiss. (рис. 1, *1*)

Один из самых распространенных видов колючелистника, к синонимам которого мы относим *A. albidum* Schischk., *A. brevibracteatum* Lipsky, *A. aculeatum* Schischk., *A. brevicalycale* Sosk., из-за отсутствия н достаточных морфологических отличий от *A. pungens*. Произрастае в Памиро-Алае, Тянь-Шане, Копетдаге, на равнинах Южного Казахстана по сухим каменисто-щебнистым склонам и пескам на высота 500—800 (до 2500) м.[1] Северная граница достигает 47°10′ (Хр. Тарбагатай), южная — 35°20′ (район Термеза); на запад идет до 54°20′, н восток — до 56°20′.

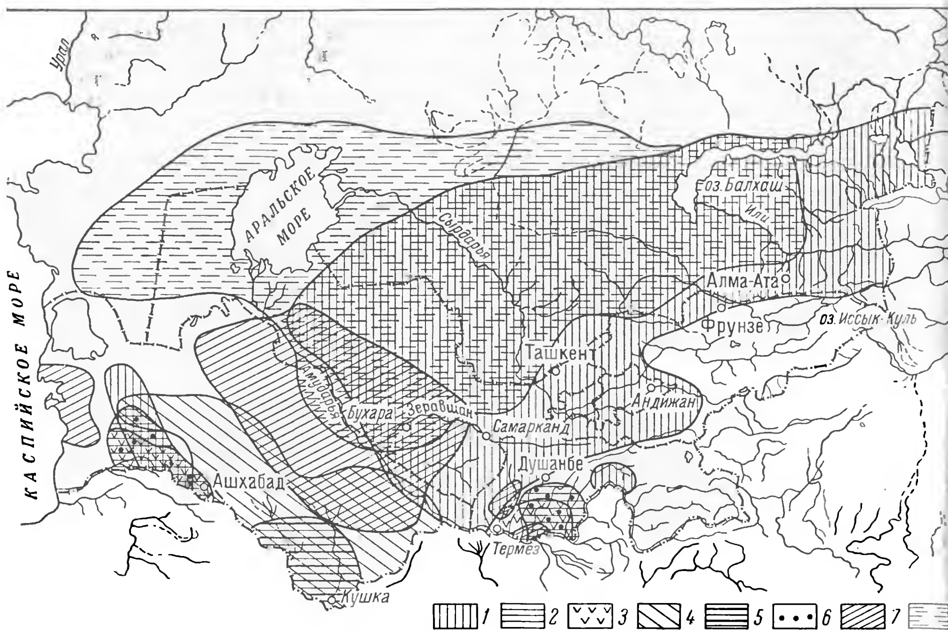


Рис. 1. Ареалы видов *Acanthophyllum* C. A. Mey.

Секция 1. *Oligosperma* Schischk.: *1* — *Acanthophyllum pungens* (Bunge) Boiss., *2* — *A. lilacin* Schischk., *3* — *A. subglabrum* Schischk., *4* — *A. stenostegium* Freyn, *5* — *A. korshinskyi* Schischk *6* — *A. adenophorum* Freyn, *7* — *A. elatius* Bunge, *8* — *A. borszowii* Litw.

2. **A. lilacinum** Schischk. (рис. 1, *2*)

Распространен в Копетдаге на щебнистых склонах, на высотах 600-1500 (2000) м. Достигает на севере 38°30′ (район Кара-Кала), на ю 37°50′ (район Гаудана), на западе 56°30′, на востоке 58°20′.

3. **A. subglabrum** Schischk. (рис. 1, *3*)

Распространен в юго-западном Памиро-Алае, Западном Тянь-Ша Копетдаге по щебнистым склонам, обнажениям пестроцветных то и т. п., на высотах 600—2000 (2500) м. Достигает на севере 38°25′ (рай Табошара), на юге 37°20′ (район Шаартуз), на западе 56°40′ и на в стоке 67°45′.

4. **A. stenostegium** Freyn (рис. 1, *4*)

Распространен в Копетдаге и Каракумах на бугристых песчан холмах и склонах, на высотах 200—300 (600) м. Северная граница д стигает 39°30′ (район Кизыл-Арвата), южная — 35°55′ с. ш. (рай Кушки): на запад идет до 56°40′, на восток — до 61°20′.

---

[1] Все высоты над уровнем моря, широта северная, долгота восточная.

5. **A. korshinskyi** Schischk. (рис. 1, *5*)

Распространен главным образом в районе Кушки, преимущественно по сухим песчаным холмам на высотах 250—700 м. Достигает на севере 36°56′ (район Чаача), на юге — 35°15′ с. ш. (окрестности Кушки), на западе — 60°30′ и на востоке — 62°20′.

6. **A. adenophorum** Freyn (рис. 1, *6*)

На глинистых холмах, пустынных мелкоземисто-щебнистых склонах; обычен в зарослях фисташки. В пределах Советского Союза вид имеет разорванный ареал, произрастает в Копетдаге и в Памиро-Алае на высотах 800—2500 м. Достигает на севере 39°05′ (Кизыл-Арват), на юге 37°30′ (низовья Вахша у Пархара). На западе ареал ограничивается 56°20′, на востоке — 69°25′. За пределами СССР произрастает в Иране.

7. **A. elatius** Bunge (рис. 1, *7*)

Распространен в Каракумах, Кызылкумах и Закаспии (запад Туркмении) в песчаных пустынях около кустарников и в саксауловых лесах на высотах (100) 400 (600) м. На севере достигает 42°30′ (район Кипчак, Каракалпакская АССР), на юге 37°00′ (берег р. Сырдарьи, у границы с Афганистаном), на западе ареал ограничивается 68°15′, на востоке — 68°40′. За пределами СССР произрастает в Иране.

8. **A. borszowii** Litw (рис. 1, *8*)

Распространен в Арало-Каспии, Кызылкумах, Каракумах, по р. Сырдарье, в Прибалхашском районе (по «Флоре СССР»); по пескам, на высотах (100) 150—700 м. Северные пределы ареала достигают 47°30′ (пески Большие Барсуки), южные — 37°35′ (государственная граница в районе Термеза): на западе ареал ограничивается 60°22′, на востоке 66°30′.

Секция 2. **Turbinaria** Boiss.

9. **A. microcephalum** Boiss. (рис. 2, *1*)

Распространен в Копетдаге на каменистых склонах на высотах 600—2000 (2500) м. Северная граница достигает 38°56′ (район Кизыл-Арвата), южная 37°40′ (район Гаудана); на западе достигает 56°20′, на востоке — 58°40′. За пределами СССР произрастает в Иране и Турции.

Секция 3. **Pleiosperma** Boiss.

10. **A. sordidum** Bunge (рис. 2, *2*)

Распространен в Копетдаге на каменистых и щебнисто-глинистых склонах на высотах 600—2500 м. На севере достигает 38°05′ (район Ашхабада), на юге — 37°40′ (Сулюкли), на западе — 57°35′, на востоке — 58°20′. За пределами СССР произрастает в Иране.

11. **A. glandulosum** Bunge ex Boiss. (рис. 2, *3*)

Вид имеет разорванный ареал, произрастает в Копетдаге, Западном Памире и Иране на каменистых склонах и мелкоземисто-щебнистых осыпях на высотах 1500—3700 м. Северные границы ареала достигают 40°10′ (район с. Сох), южные — 37°22′ (окрестности Хорога), на западе ареал ограничивается 55°40′, на востоке — 71°25′.

12. A. **knorringianum** Schischk. (рис. 2, *4*)

Распространен в Западном Памиро-Алае в степях, на каменисть склонах на высотах 1500—3000 (3500) м. Северная граница достига 39°36′ (перевал Шахристан), южная — 37°56′ (юго-восток хр. Бабатаı западная — 67°40′, восточная — 68°40′.

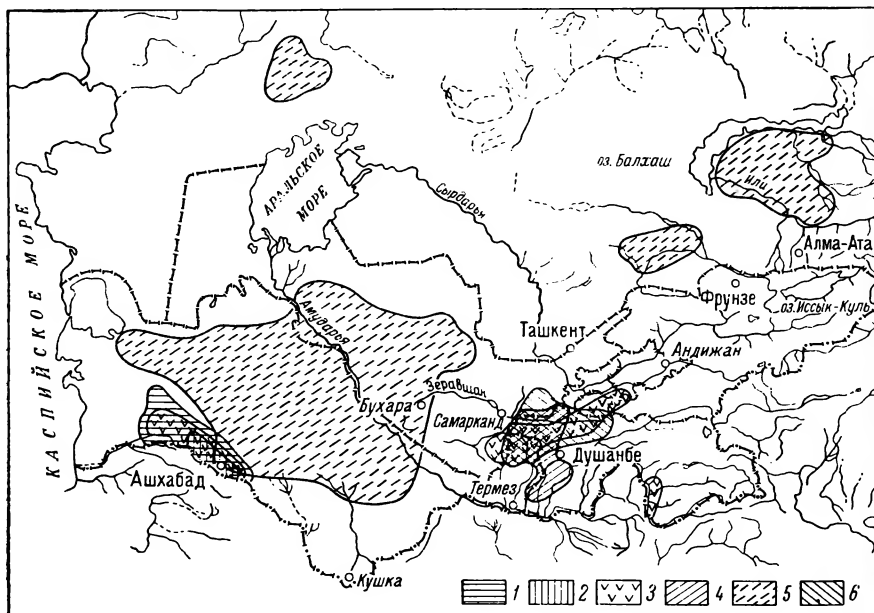


Рис. 2. Ареалы видов *Acanthophyllum* C. A. Mey.

Секция 2. *Turbinaria* Boiss.: *1* — *Acanthophyllum microcephalum* Boiss.
Секция 3. *Pleiosperma* Boiss.: *2* — *Acanthophyllum sordidum* Bunge, *3* — *A. glandulosum* Bunge ex Boiss., *4* — *A. knorringianum* Schischk.
Секция 4. *Macrostegia* Boiss.: *5* — *Acanthophyllum korolkowii* Regel et Schmidt, *6* — *A. serawschanicum* Golenk.

Секция 4. **Macrostegia** Boiss.

13. A. **korolkowii** Regel et Schmidt (рис. 2, *5*)

Распространен в Арало-Каспийском, Кызылкумском и Прибалха ском районах «Флоры СССР» по бугристым пескам на высотах (10 150—600 м. Северная граница достигает 48°15′ (район Талдыкум), ю ная — 39°10′ (окрестности Ашхабада); на западе распространение огран чивается 59°40′, на востоке — 63°10′.

14. A. **serawschanicum** Golenk. (рис. 2, *6*)

Распространен в Памиро-Алае на каменистых, щебнистых, известн ковых склонах, на высотах 1800—2500 м. Достигает на севере 38° (район Ура-Тюбе), на юге — 37°25′ (район р. Урадарья), на западе 69°10′ и на востоке — 70°05′.

Род **ALLOCHRUSA** Bunge

Сильно ветвистые, но не подушковидные полукустарники, доволь высокие (до 50—80 см и более высоты), часто образующие так наз ваемое «перекати-поле»; листья неколючие, обычно плоские.

Род содержит около 7 видов, распространенных в горах Средней Азı в Закавказье и Иране.

Секция 1. **Versicoloria** Schischk.

15. **Allochrusa transhyrcana** (Preobr.) Juch. et Kuv. comb. n. (рис. 3, *1*)

Известные нахождения пока ограничиваются районом станции Джебел и Молла-Кора (около 39°30′—39°40′ с. ш., 54°13′ в. д.).

Секция 2. **Paniculata** Golenk.

16. **A. paniculata** (Regel) Ovcz. et Czuk. (рис. 3, *2*)

Распространен в Памиро-Алае, Центральном Тянь-Шане и Джунгарском Алатау на горных степных склонах и у посевов на высотах

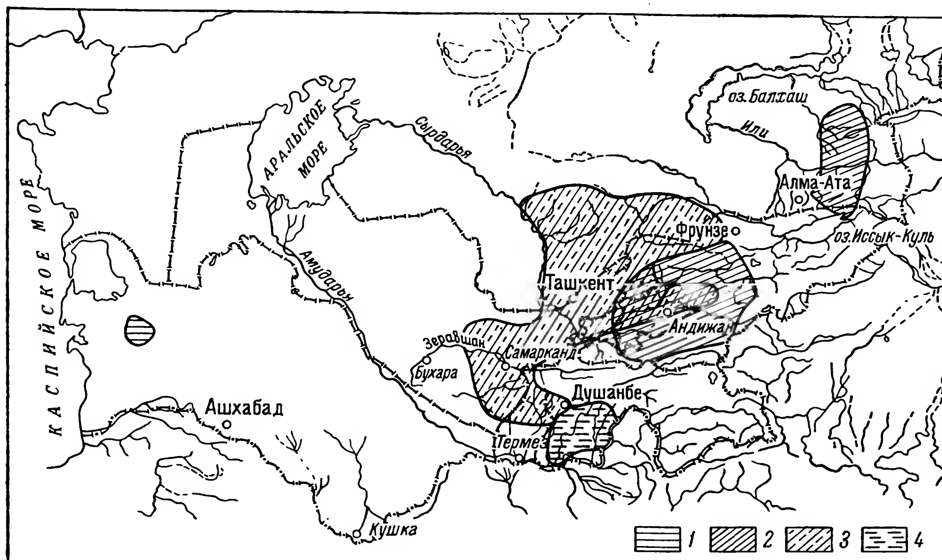


Рис. 3. Ареалы видов *Allochrusa* Bunge.

Секция 1. *Versicoloria* Schischk.: *1* — *Allochrusa transhyrcana* (Preobr.) Juch. et Kuv. comb. n. Секция 2. *Paniculata* Golenk.: *2* — *A. paniculata* (Regel) Ovcz. et Czuk., *3* — *A. gypsophiloides* (Regel) Ovcz. et Czuk., *4* — *A. tadshikistanica* Schischk.

(800) 1000 м. Достигает на севере 45°15′ (район Талды-Кургана), юге — 39°40′ (район Хайдаркана), западе — 70°30′, на востоке — 78°40′.

17. **A. gypsophiloides** (Regel) Ovcz. et Czuk. (рис. 3, *3*)

Очень близок к *A. paniculata*. Произрастает в Зап. Тянь-Шане и Памиро-Алае, на сухих склонах, в пустынных степях, по сухим руслам речек, заброшенным пашням, на высотах 400—1700 м. Северная граница ареала достигает 44°00′ в районе Яныкургана (хр. Каратау), южная 38°15′ (район Дербента); на западе ареал ограничивается 68°10′, на востоке — 70°45′.

18. **A. tadshikistanica** Schischk. (рис. 3, *4*)

Распространен в южнотаджикистанской депрессии по красным песчаникам, каменистым склонам на высотах 600—1300 м. Северная граница достигает 39°10′ (район Кокташа), южная 38°40′ (низовья р. Вахш), на запад идет до 66°55′, на восток — до 68°20′.

Анализ материалов о распространении 18 рассмотренных видов *Acanthophyllum* и *Allochrusa* позволяет распределить их по 6 географо-генетическим группам:

I. Пустынные казахстанско-среднеазиатские виды, распространенные на высоте 600—700 (*A. pungens* — 500—800 до 2500) м

1 (1). *Acanthophyllum pungens* incl. *Acanthophyllum albidum, Acanthophyllum brevibracteatum, Acanthophyllum aculeatum, Acanthophyllum brevicalycale*	Секц. 1. *Oligosperma*
2 (2). *Acanthophyllum borszowii*	Секц. 1. *Oligosperma*
3 (3). *Acanthophyllum elatius*	Секц. 1. »
4 (4). *Acanthophyllum korolkowii*	Секц. 4. *Macrostegia*

II. Пустынные туркменские — на высоте до 600—1000 м

1 (5). *Acanthophyllum stenostegium*	Секц. 1. *Oligosperma*
2 (6). *Acanthophyllum korshinskyi*	Секц. 1. »
3 (7). *Allochrusa transhyrcana*	Секц. 1 (5). *Versicolori*

III. Горные копетдаго-алайские (ареал соединяется через Паропам и Гиндукуш) на высоте до 2500—3000 (3700) м.

1 (8). *Acanthophyllum adenophorum*	Секц. 1. *Oligosperma*
2 (9). *Acanthophyllum subglabrum*	Секц. 1. »
3 (10). *Acanthophyllum glandulosum*	Секц. 3. *Pleiosperma*

IV. Горные копетдагские — на высоте до 2000 (3000) м

1 (11). *Acanthophyllum lilacinum*	Секц. 1. *Oligosperma*
2 (12). *Acanthophyllum microcephalum*	Секц. 2. *Turbinaria*
3 (13). *Acanthophyllum sordidum*	Секц. 3. *Pleiosperma*

V. Горные алайские (узкие эндемы) — на высоте до 2500 (3000)

1 (14). *Acanthophyllum knorringianum*	Секц. 3. *Pleiosperma*
2 (15). *Acanthophyllum serawschanicum*	Секц. 4. *Macrostegia*
3 (16). *Allochrusa tadshikistanica*	Секц. 2 (6). *Paniculata*

VI. Горные алайско-тяньшанские — на высоте до 1000—1700 м

1 (17). *Allochrusa paniculata*	Секц. 2 (6). *Paniculata*
2 (18). *Allochrusa gypsophiloides*	Секц. 2 (6).

Между видовым составом рассматриваемых секций и род и географо-генетических групп нет полного соответствия. Для секц *Oligosperma* наиболее характерны виды 1-й географо-генетическ группы — пустынные казахстанско-среднеазиатские. Эта секция в пре лах Советского Союза занимает наиболее обширную территорию, конту которой в Средней Азии по существу совпадают с ареалом обоих род Ареалы секций *Turbinaria*, *Pleiosperma* и *Macrostegia* в основном раз щены и вкраплены в ареал секции *Oligosperma*.

Ареал рода *Allochrusa* (рис. 4) точно так же включается в террито секции *Oligosperma* рода *Acanthophyllum*. Обращает на себя вниман разрыв ареала двух входящих в род *Allochrusa* секций — *Versicolor* на территории Советского Союза почти исключительно кавказской, *Paniculata* — джунгарско-тяньшано-памиро-алайской.

Ознакомление с распространением родов *Acanthophyllum* и *Allochru* (рис. 4 и 5) в целом показывает, что они довольно типичны для восточ древнесредиземноморского географо-генетического элемента в пониман М. Г. Попова (1927, 1941).

Буассье (Boissier, 1867) в качестве возможного исходного рода, давше начало современному роду *Acanthophyllum*, указывает *Drypis* Mich. ex

распространенный в Италии и некоторых других районах Средиземноморья. Можно предполагать, что исходные формы рода *Acanthophyllum* были связаны с аридными низкогорными районами древнего Средиземья — в частности, на территории Турции, Ирана и др. В ходе расселения шла дивергенция, в результате которой дифференцировались 2 основные группы видов, обособившихся впоследствии в 2 рода. Из них более древней по характеру распространения может быть признана секция *Oligosperma* рода *Acanthophyllum*. Это подушковидные полукустарнички с колючими шиловидными листьями, приспособленные к условиям пустынных равнин (в основном I и II географо-генетические группы). Секции *Turbinaria*, *Pleiosperma* и *Macrostegia* по особенностям их географического распространения должны рассматриваться как производные секции *Oligosperma*.

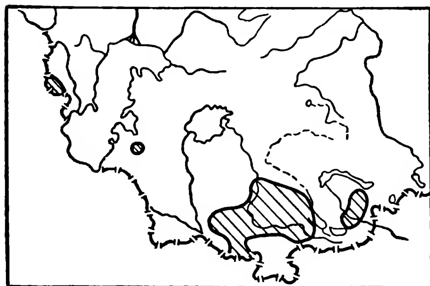


Рис. 4. Ареал рода *Allochrusa* Bunge в СССР.

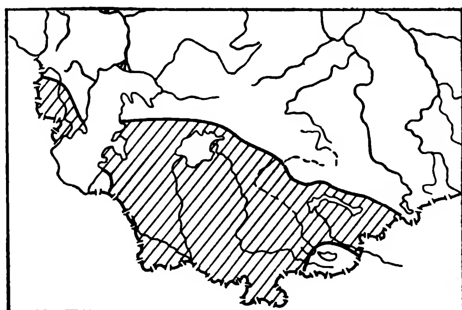


Рис. 5. Ареал рода *Acanthophyllum* C. A. Mey. в СССР.

Их более молодой характер подчеркивается тем, что ряду относящихся к ним видов свойствен прогрессивный эндемизм (*A. knorringianum*, *A. serawschanicum* и др.). Здесь характерны низкогорные и горные виды со слабо колючими и неколючими листьями, более рослые и не имеющие подушковидной формы роста (*A. tadshikistanicum* и т. п.). По-видимому, на территории Средней Азии имеет место вспышка видообразования рода *Acanthophyllum*. Не исключено, что ряд новых форм возник при поднятии в горы видов, равнинных по преимуществу (например, копетдаго-алайские и копетдагские виды секции *Oligosperma*). Именно этот путь, вероятно, привел и к вычленению рода *Allochrusa*. Основываясь на сопоставлении географического распространения у *Allochrusa* и *Acanthophyllum* s. s., первый род надо считать производным от последнего. Жизненная форма рода *Allochrusa*, в типе характеризующаяся большим ростом (до 80 см и более), плоской листовой пластинкой без колючего окончания и другими признаками, свидетельствует о его более мезофитной природе, приспособленности к не столь засушливому горному климату. Формирование этого рода, видимо, шло в процессе расселения исходных форм рода *Acanthophyllum* в горных системах Средней Азии и в связи с их поднятием. Не исключено, что отдельные виды *Allochrusa* сформировались при вторичном расселении с гор на равнины (*Allochrusa transhyrcana*). Дивергенция здесь не привела еще к выработке совершенно отчетливых родовых признаков, в связи с чем *Allochrusa* одними исследователями принимается в ранге рода, другими — подрода.

Высказанные предположения являются весьма предварительными; для более определенных выводов необходимы географо-генетический анализ родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa* в целом и более детальная увязка его результатов с морфологическими признаками видов.

В заключение автор выражает признательность В. Б. Куваеву, А. И. Толмачеву и И. Ф. Мусаеву за просмотр рукописи этой статьи, полезные советы и замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Делекторская Т. М. (1949). Распространение сапонинов в колене *Diantheae* сем. *Caryophyllaceae*. В кн.: Растительное сырье СССР, 2. — Овчинников П. Н. (1968). Род Аллохруза — *Allochrusa* Bge., Флора Таджикистанской ССР, III. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории и развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, 15. — Попов М. Г. (1941). Географо-генетические элементы флоры Алма-Атинского заповедника. Тр. Каз. ФАН СССР, 20. — Сосков Ю. Д. (1968). Колючелистник — *Acanthophyllum* C. A. Mey. Флора Таджикистана, III. — Турова А. Д., А. С. Гладких, А. И. Яцыно. (1965). К фармакологии экспериментального атеросклероза. В кн.: Фармакология сердечно-сосудистых средств. В сб. научн. работ Киевск. н.-и. инст. фармакол. и токсикол. — Флора Туркмении. (1948). Колючелистник — *Acanthophyllum* C. A. Mey., III. — Шишкин Б. К. (1936). Колючелистник — *Acanthophyllum* C. A. Mey. Флора СССР, VI. — Boissier E. (1867). Flora orientalis sive enumerato plantarum in oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observataru, I. — Davis P. H. (1967). Flora of Turkey. 2. — Index Kewensis. (1895—1966). — Kitamura S. (1960). Flora of Afghanistan. — Parsa A. (1959). Flore de'Iran (La Perse). *Acanthophyllum* C. A. Mey., part. 1.

Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных растений, Московская область.

(Получено 24 III 1971)

УДК 582.33 (470.118)

К. И. Ладыженская и А. Л. Жукова

ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ (*HEPATICAE*) ОСТРОВА ЗЕМЛЯ АЛЕКСАНДРЫ

K. I. LADYZHENSKAYA AND A. L. ZHUKOVA. ON *HEPATICAE* OF LAND ALEXANDRA ISLAND

Впервые в литературе приводятся данные о печеночных мхах о. Земля Александры (архипелаг Земля Франца-Иосифа). Виды *Orthocaulis elongatus* (Lindb.) Evans и *Lophozia grandiretis* (Lindb.) Schiff. — новые для Советского Союза. В публикуемом списке 24 видовых и внутривидовых таксона; значительную часть их составляют не типовые разновидности. Большое количество последних, по-видимому, характерно для флоры печеночников арктических пустынь.

Изучение флоры печеночных мхов Советской Арктики еще только начинается. Особенно большой пробел наблюдается в изучении адаптации печеночников к крайним условиям существования, в исследовании морфологических особенностей, присущих им на пределе их распространения.

Архипелаг Земля Франца-Иосифа неоднократно посещался учеными разных стран, в том числе и ботаниками. Однако исследовались только цветковые растения, листостебельные мхи и лишайники, тогда как печеночные мхи почти совершенно не нашли отражения в этих работах.

Настоящая работа выполнена на материале, собранном на о. Земля Александры в июне—августе 1959 г. В. Д. Александровой и любезно предоставленном ею в наше распоряжение. Мы выражаем ей нашу благодарность. О. Земля Александры, расположенный между 80°30′ с. ш. и 81° с. ш., является одним из крупнейших в архипелаге и занимает самое западное положение среди его островов. Л. С. Говоруха (1968) отмечает, что он является обломком базальтовой плиты, у которого только верхний морфоструктурный ярус, устойчивый к эрозии, поднимается над поверхностью моря. На острове развит преимущественно грядово-котловинный рельеф. По В. Д. Александровой (1969), 75.4% суши покрывают ледяные купола: западный — купол Лунный и восточный — купол Крапоткина. Центральная, свободная ото льда, суша занимает 24.6% поверхности острова; длина ее не превышает 50 км, а ширина в самом узком месте 8 км. На острове преобладают базальтовые скалы, крупные глыбы базальта и базальтовый щебень, иногда встречается базальтовый гравий. Почти на всей территории острова преобладают скелетные грунты —

грубые россыпи базальта, обломки горных пород; это не является местной особенностью, а весьма характерно для всех районов зоны полярных пустынь.

Климат острова необычайно суровый (средняя температура летних месяцев близкая к 0°), с незначительным количеством осадков (30—40 мм за 1—2 летних месяца), короткий вегетационный период (2—3 месяца), сильные ветры. Все эти факторы накладывают отпечаток на растительность данного района.

Остров относится к зоне полярных пустынь, где ярко выражена фрагментарность почвенно-растительного покрова с господством споровых растений. Поверхность развитой полигональной пустыни покрыта трещинами усыхания и по этим трещинам тянутся полоски буроватой растительности от 1 до 12 см ширины, представленной мхами, лишайниками и отдельными цветковыми растениями. Преобладают лишайники — 51% видов, затем идут мхи — 25%, остальные виды — цветковые растения (Александрова, 1969).

Полученная нами коллекция представляла материал, собранный во время геоботанических описаний растительности острова, и состояла из 547 образцов листостебельных мхов. В результате тщательного просмотра нами было выделено 157 образцов, содержащих печеночные мхи. Несколько образцов представляли собою чистые куртинки печеночников, но в подавляющем большинстве случаев последние составляли незначительную примесь к листостебельным мхам, однако количество их было достаточным для определения.

Печеночные мхи острова, по нашим данным, представлены 24 видами и внутривидовыми таксонами. Все они впервые указываются для острова и, кроме четырех, впервые для всего архипелага, а 2 вида — новых для Советского Союза. До настоящего времени на архипелаге было известно только 7 видов печеночных мхов, а на о. Земля Александры ни одного.

Флора Высокой Арктики не обнаруживает большого разнообразия; сильная обедненность видового состава — черта, характерная для высоких широт. Печеночные мхи Земли Александры не являются в этом отношении исключением, видовой состав их довольно бедный, но, как и следовало полагать, имеет много разновидностей. Обилие разновидностей в условиях Арктики, по-видимому, явление обычное, крайние условия существования вызывают отклонения в морфологических признаках, но не в такой степени, чтобы вызвать образование новых видов.

Изучение материала позволило выявить черты, общие для всех видов и внутривидовых таксонов, а именно: мелкие размеры растений, темная окраска, увеличение размеров клеток листьев, полное отсутствие генеративных органов и довольно частое наличие выводковых почек. Все растения многолетники. Крупные чистые куртинки почти отсутствуют. Развитие по сравнению с тундровой зоной менее обильное, но частота встречаемости даже в этих крайних условиях довольно велика. Морфолого-экологические особенности печеночников о. Земля Александры описаны в специальной статье (Ладыженская и Жукова, 1971).

Все растения относятся к порядку *Jungermanniales* (acrogynae), к 7 семействам и 10 родам. Наиболее часто встречались в коллекции представители сем. *Cephaloziellaceae* (92 раза), *Lophoziaceae* (72 раза), а также *Scapaniaceae* (39 раз); представители других печеночников относятся к сем. *Marsupellaceae*, *Blepharostomaceae*, *Jungermanniaceae*, *Ptilidiaceae*, они были отмечены от 8 до 2 раз. Среди видов наиболее часто встречены *Cephaloziella arctica* var. *arctica* (49 раз), *C. arctica* var. *alpina* (35 раз), *Scapania calcicola* (33 раза), *Sphenolobus minutus* (21 раз). Они же были обильнее других и по массе.

В. Д. Александрова (1969) разделяет местообитания на острове на 4 основных типа: базальтовые скалы и глыбы, каменистые россыпи, каменная сеть и полигональные грунты. Характеристика же местообитаний на этикетках нередко детализирована. Виды расположены по алфавиту.

1. **Anthelia juratzkana** (Limpr.) Trevis var. elata Schiff.

Обнаружена дважды, в обоих случаях только в виде нескольких сте бельков; среди плотной куртинки *Timmia* с примесью *Blepharostoma tr chophyllum* var. *brevirete* в каменной сети с медальонами, в куртинк из смеси печеночников *Gymnomitrium corallioides*, *Tritomaria scitul Sphenolobus minutus* на каменистой вершине сопки со сдуваемым снегом

2. **Blepharostoma trichophyllum** (L.) Dum. var. brevirete Bryhn et Kaal

Встречается редко; только в виде отдельных стебельков внутри срав нительно плотных куртинок мхов, иногда у их края непосредственн на минеральном субстрате. Несмотря на малое количество, растения хо рошо заметны благодаря светлой окраске. Вместе с этим видом встреча лись и другие печеночники — почти всегда и в большом количеств *Cephaloziella arctica*, нередко *Sphenolobus minutus* и виды *Lophozi* иногда *Tritomaria scitula*, единично *Solenostoma pumilum* subsp. *polari Scapania calcicola* и *Anthelia juratzkana*, найдена в каменной сети, на вер шине гряды и на пологом склоне.

3. **Cephaloziella arctica** Bryhn et Douin var. arctica

Этот вид со всеми разновидностями является, по-видимому, самым ра пространенным в коллекции и наиболее часто встречается. Растет сред дерновинок различных видов листостебельных мхов, нередко без примес других печеночников; когда этот вид в смеси с другими видами печено ников, он обильнее их по массе. Обычно растет внутри куртинок мхо или у края их. Согласно указаниям на этикетках, распространен почт во всех условиях, в которых найдены печеночные мхи.

var. alpina (Douin) Schust.

Встречается часто; растет в смеси с типовой разновидностью и о дельно, нередко встречается с другими печеночниками: *Lophozia* (в ш роком смысле), *Sphenolobus*, *Scapania* и изредка с *Tritomaria scitul Blepharostoma*, *Solenostoma*, *Orthocaulis* и *Gymnomitrium concinnatu* var. Чаще всего обитает в каменной сети, в полигональной полярно пустыне, на каменистом грунте с преобладанием накипных лишайнико в местах долгого лежания снега и в местах со сравнительно хорошо ра витой растительностью.

var. kaalaasii Douin

Встречается редко, чаще в чистом виде и реже в смеси с типовой ра новидностью; растет среди *Bryum rutilans*, *Ditrichum flexicaule*, *Polyti chum alpinum*, *P. fragile*, *Hygrohypnum polare* и *Distichium montanu* Всегда необильна, представлена отдельными стебельками или небольшим пучками. Обычно обитает во влажных условиях каменной сети, г обильна *Cetraria hiascens*, и на влажном суглинке в полигональной п лярной пустыне.

4. **Gymnomitrium concinnatum** Corda

Отмечен только в виде двух разновидностей, типовая разновиднос не обнаружена.

var. ambigua Kaal.

Разновидность имеет переходные признаки между *G. concinnatu* и *G. obtusum*; по Арнеллю это гибридная форма указанных видов (А nell, 1956). Встретилась только однажды в куртинке *Pohlia nutans* вмес с *Cephaloziella arctica* var. *alpina*, *Sphenolobus minutus* и *Tritomar scitula*.

var. **intermedium** Limpr.

Встречается единично, как примесь, в виде отдельных стебельков среди мхов *Bryum*, *Myurella*, *Oncophorus* и совместно с *Cephaloziella arctica* var. *alpina*, реже со *Scapania calcicola* и *Sphenolobus minutus*. В каменной сети и на пологом склоне.

5. **Gymnomitrium corallioides** Nees

Отмечен только однажды. Возможно, это объясняется малочисленностью сборов с голых, свободных мест, где нет заметной растительности. В куртинке, состоящей из разных печеночников, этот вид образует почти чистое пятно, с единичными стеблями *Polytrichum juniperinum*.

6. **Gymnomitrium obtusum** (Lindb.) Pears.

Собран однажды, находится в том же образце, где обнаружен и предыдущий вид; найден на каменистой вершине сопки, с которой зимой сдувается снег. Не отличается от того же вида умеренного пояса.

7. **Lophozia alpestris** (Schleich.) Evans var. gelida (Tayl.) Macv.

Встречается редко; в виде отдельных стебельков среди куртинок мхов различной плотности; в зависимости от плотности куртинок растет либо почти на их поверхности, либо среди стеблей внутри них; в основном встречается в каменной сети и только однажды найден в защищенном месте с относительно хорошо развитой растительностью. В качестве примесей встречается чаще *Cephaloziella arctica* с разновидностями, реже — *Sphenolobus minutus* и *Scapania calcicola*. По Арнеллю, у этой разновидности клетки меньше, чем у типовой формы, и темно-пурпуровая окраска. Наше растение более совпадает с описанием разновидности, сделанным Маквикаром (Macvicar, 1926), который отметил более крупные клетки и более толстые стенки.

8. **Lophozia excisa** (Dicks) Dum. var. excisa

Встречается редко; найдена в местах с относительно хорошо развитой растительностью. Обнаружена среди довольно крупных, сравнительно плотных куртинок мхов, где она встречается с примесью других печеночников: *Cephaloziella arctica*, *Scapania calcicola*, *Sphenolobus minutus* var. *grandis*.

var. **grandiretis** S. Arn.

В противоположность типовой разновидности эта разновидность выявлена в условиях незначительной влажности. Встречается редко. Найдена среди рыхлых низкорослых куртинок мха; растет небольшими пучками и отдельными стебельками в смеси со *Scapania calcicola* и *Cephaloziella arctica* var. *alpina*.

9. **Lophozia grandiretis** (Lindb.) Schiff.

Этот арктоальпийский редкий вид со спорадическим распространением впервые указывается для бриофлоры Советского Союза.

До сих пор были известны его местонахождения на Шпицбергене, в Гренландии, Скандинавии, Дании, в горах Центральной Европы (выше 2000 м на ЮЗ ФРГ) и в Северной Америке (Аляска, Альберта, Гудзонов залив) (Schuster, 1969). Местонахождение этого вида на Земле Александры является наиболее северным из известных. Растение было отмечено 1 раз на мелком базальтовом щебне пологого склона в виде пучка стебельков среди рыхлой куртинки *Psilopilum cavifolium* вместе со *Scapania calcicola*.

10. **Orthocaulis elongatus** (Lindb.) Evans

Этот вид до сих пор не был известен во флоре печеночных мхов С ветского Союза и впервые найден на о. Земля Александры. Собр однажды в каменной сети на вершине гряды, на суглинисто-щебнисті медальонах, среди *Timmia austriaca*.

11. **Orthocaulis kunzeanus** (Hübener) Buch **var. plicata** (Hartm.) Linc

Растения отличаются от типовой разновидности наличием трехлопа ных и даже четырехлопастных, реже двухлопастных, листьев. Встречает редко в виде единичных стебельков среди куртинок мхов *Drepanoclad uncinatus*, *Ditrichum flexicaule*, *Bryum rutilans* с примесью *Cephalozie arctica* var. *alpina*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* и *Solenostoı pumilum* subsp. *polaris*. Найден во влажной каменной сети с обили *Cetraria hiascens*.

12. **Scapania calcicola** (Arn. et Perss.) Ingham

Встречается часто. Один из самых распространенных печеночник после *Cephaloziella arctica*. Отмечен как самостоятельно, так и в сме с большинством описанных печеночных мхов острова. Нередко име выводковые почки. Местообитания его самые разнообразные. Наибо: часто отмечен в каменной сети, на пологом склоне берегового вала, в м стах с обилием *Cetraria hiascens* или накипных лишайников.

13. **Scapania gymnostomophylla** Kall.

Встречается редко, всегда в смеси со *Scapania calcicola*, а дваж также с примесью *Cephaloziella arctica* var. *alpina*. Один раз найде с выводковыми почками; обнаружена на пологом склоне с преобладани лишайников и в верхней части склона песчано-галечного вала, где обиль *Cetraria hiascens*.

14. **Scapania lingulata** Buch

Обнаружена дважды, 1 раз в смеси с *Solenostoma pumilum* sub *polaris* и с выводковыми почками; найдена на верхнем склоне песча галечного вала и на каменистой почве пологого склона.

15. **Solenostoma pumilum** subsp. polaris (Berggr.) Schust. fo. cavifolius (Schust.) Schust.

Встречается часто, обычно среди *Bryum rutilans*. Находится в ве ней части куртинки мхов, где представлена единичными стебелькам растет без примеси печеночников или вместе с *Cephaloziella arctica* и *S pania calcicola*; в немногих образцах обнаружена со многими печен никами. Найдена во влажных местах, где обильные накипные лишайник

16. **Sphenolobus minutus** (Crantz) Steph. var. minutus

Встречается часто. Растет в виде отдельных стебельков или даже п ков, хорошо различимых невооруженным глазом среди различных ви листостебельных мхов. Нередко в каменной сети, реже в местах со ср нительно хорошо развитой растительностью; произрастает отдельно и в смеси с другими печеночниками. Во всех образцах этот печеночник ходится в довольно большом количестве, встречаясь во всей куртин и особенно в ее верхней части.

---

[1] Этот вид в нашей предыдущей работе (Ладыженская и Жукова, 1971) ука как *Jungermannia crenulata* var. *gracillima*. Изменение названия произведено гласно новым исследованиям Шустера (Schuster, 1969), описанным в его кн которую мы получили уже после сдачи нашей работы в печать.

var. **grandis** (Gottsche) S. Arn. et Mart.

Встречается единично, реже, чем типовая разновидность, хотя условия произрастания у них одинаковы. В двух образцах эта разновидность была обнаружена вместе с типовой разновидностью. Растет отдельными стебельками и пучками среди плотных куртинок мхов на вершине гряды и на пологом склоне.

17. **Tritomaria heterophylla** Schust.

Встречается редко. Растет в смеси со *Sphenolobus minutus* и *Solenostoma pumilum* subsp. *polaris* среди *Erytrophyllum rubellum* и *Dicranum elongatum* в каменной сети на медальонах и без примеси других печеночников среди *Timmia austriaca* и *Tomenthypnum nitens*. Найдена на участке с хорошо развитой тундроподобной растительностью, росла отдельными стебельками, необильна в верхних частях куртинок мхов. Выводковые почки развиты.

18. **Tritomaria scitula** (Tayl.) Jørg. var. scitula

Морфологически не отличается от типовой формы более умеренных широт. Встречается редко. Найдена среди мхов *Ditrichum flexicaule*, *Bryum rutilans*, *Oncophorus virens* и *Orthothecium strictum*, главным образом в каменной сети. Обычно растет отдельными стебельками среди довольно плотных куртинок мхов, чаще в верхней их части, а иногда почти на поверхности. 3 раза собрана без примесей, в других случаях со *Sphenolobus minutus*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Solenostoma pumilum* subsp. *polaris*, *Cephaloziella arctica.*

var. **spinosa** Herzog

Эта разновидность почти не отличается от типовой. Основные различия: остро-шиповидные вершины лопастей и четко выраженная штриховатость кутикулы. Встречается редко. Найдена без примесей других печеночников среди мхов *Bryum rutilans* и *Orthothecium strictum* во влажной каменной сети с обилием накипных лишайников; в смеси со *Sphenolobus minutus*, *Gymnomitrium concinnatum* var. *intermedium*, *Cephaloziella arctica* среди *Pohlia cruda* и *Dicranum elongatum* в каменной сети среди камней. Форма роста такая же, как и у типичной разновидности — отдельные стебли в верхней части куртинки.

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с а н д р о в а В. Д. (1969). Надземная и подземная масса растительности полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). Пробл. бот., II. — Г о в о р у х а Л. С. (1968). Ландшафтно-географическая характеристика Земли Франца-Иосифа. Пробл. полярн. географ., 285. — Л а д ы ж е н с к а я К. И. и А. Л. Ж у к о в а. (1971). Эколого-морфологические особенности печеночных мхов в условиях высокоширотной Арктики. Экология, 3. — A r n e l l S. (1956). Illustrated Moss Flora of Fennoscandia. I. *Hepaticae.* — F r y e T. C. et L. C l a r k. (1945). *Hepaticae* of North America, 3. — M a c v i c a r M. (1926) The student's handbook of British hepatics. — M ü l l e r K. (1905—1911; 1912—1916). Die Lebermoose. In: Rabenhorst's Krypt. Fl. — S c h u s t e r R. (1969). The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VI 1971).

УДК 581.9 : 581.526.3 (470.34

А. Д. Смирнова и И. Г. Никитина

НОВОЕ ВО ФЛОРЕ И РАСПРОСТРАНЕНИИ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

A. D. SMIRNOVA AND I. G. NIKITINA. NEW IN FLORA AND SPREADING OF AQUATIC PLANTS OF GORKI DISTRICT

Флора Горьковской области довольно хорошо изучена, особен в связи с работами Нижегородской геоботанической экспедиции 1925-1928 гг. Тем не менее детальные исследования некоторых местообитан дают возможность внести уточнения в состав флоры и расширить свед ния об экологии и распространении растений, в том числе редких и р диктовых видов. Изучение реликтов имеет существенное значение так для познания истории флоры и растительности. Поэтому мы сочли цел сообразным сообщить данные о нахождении ряда интересных растен на территории Горьковской области.

1. **Sparganium gramineum** Georgi (*S. friesii* Beurl.). Собран автора в цветущем виде 30 VII 1967 в юго-западной части области на оз. Свят в Степуринском лесничестве Навашинского района (озеро карстового пр исхождения). Укореняется на глубине 120—230 см. Заросли *S. gram neum* образуют по окружности озера полосу шириной 5—10 м, изред до 20 м. Представлен чистыми сообществами ассоциации Sparganiu gramineum — Isoëtes lacustris; обилие первого вида — cop.$_1$ и второго до cop.$_3$ (без примеси других видов). Собран авторами в цветущем ви также 31 VII 1968 и с плодами 26 IX 1968 в восточной части облас на оз. М. Плотово близ с. Рябинки Воротынского района (озеро эолово происхождения — в котловине выдувания). Укореняется на глубине 1- 2 м на расстоянии 20 м от берега. Образует вокруг всего озера (больш у западного и юго-западного побережья) полосы зарослей обычно шир ной 5—20 м, редко до 50 м. Образует ассоциации: Sparganium gr mineum, S. gramineum — Isoëtes lacustris, S. gramineum — Isoëtes tenell S. gramineum — Chara sp. Его обилие здесь обычно cop.$_1$. Встречает также как примесь с обилием sol. в асс. Elodea canadensis и единич в разреженных зарослях Isoëtes lacustris.

Ареал *Sparganium gramineum* (Флора СССР, 1934; Попов, 1957) охв тывает Карело-Лапландский, Ладого-Ильменский, Верхне-Волжски Даурский, Лено-Колымский и Камчатский районы «Флоры СССР» Скандинавию. В средней полосе европейской части СССР найден в немн гих пунктах Калининской, Ярославской, Московской и Курской област (Маевский, 1964; Определитель растений Московской области, 1966 М. Г. Попов (1957) этот вид *Sparganium* считает таежным евразиатски а Н. А. Миняев (1965) относит его к собственно сибирским таежны видам.

2. **Ceratophyllum platyacanthum** Cham. et Schlecht. (*C. demersum* l subsp. *platyacanthum* Nym., *C. pentacanthum* Haynald). Собран А. Д. Сми новой с плодами в августе 1939 г. в Арзамасском районе (в южной част области) на карстовых озерах Великом и Паровом близ Пустынско биостанции Горьковского университета. Встречается в обилии до cop в асс. Ceratophyllum demersum и в асс. Nuphar luteum — Ceratophyllu demersum. *C. platyacanthum* в природных условиях легко отличи от *C. demersum* не только по плодам, но и по светло-зеленой окраске л стьев. В год исследования *C. platyacanthum* плодоносил менее обильн чем *C. demersum*. Интересно отметить, что собранные нами растен имеют плоды с тремя-четырьмя шипами и двумя бугорками, но лишен ясно выраженного крыла, и поэтому они больше соответствуют назван *C. penthacanthum*, чем *C. platyacanthum*.

C. platyacanthum как разновидность *C. demersum* указан в Горьковской области для р. Кудьмы (Аверкиев, 1938). В Средней полосе европейской части СССР он приводится для р. Клязьмы в Московской области (Определитель растений Московской области, 1966), для Саратовской и Волгоградской областей (Маевский, 1964). Во «Флоре Европы» (Flora Europaea, 1964) этот вид рассматривается как подвид *C. demersum* и указывается его распространение от Германии (в довоенных границах) до Украины. По всей вероятности, *C. platyacanthum* распространен в нашей области больше, чем это известно, но при сборах в вегетативном состоянии просматривается.

3. **Isoëtes lacustris** L. Собран авторами в период спороношения 31 VII и 26 IX 1968 в восточной части области на оз. М. Плотово у с. Рябинки Воротынского района. Растет на глубине от 30—40 см до 2.5 м (вероятно, и значительно глубже). Наиболее мощного развития, до 13 см выс., с обилием sp. и cop.1, достигает на глубине 1.5—1.8 м в чистых сообществах. Встречается также в ассоциациях Sparganium gramineum — Isoëtes lacustris и Phragmites communis — Isoëtes lacustris. С обилием sol. отмечен в ассоциациях Sparganium gramineum — Chara sp., Nuphar luteum — Chara sp., Nuphar luteum — Elodea canadensis, Sparganium gramineum — Isoëtes tenella. Собран авторами в период спороношения также 26 IX 1968 в восточной части области на оз. Б. Плотово близ с. Рябинки Воротынского района (озеро эолового происхождения — в котловине выдувания). Образует чистые заросли на глубине до 60—70 см по южному побережью (изучить распространение растения дальше и глубже не удалось). Мощные экземпляры растений, высотой до 13 см, были погружены в песок на 5—6 см и в этой части этиолированы.

До сих пор *I. lacustris* был известен в Горьковской области лишь для двух озер Навашинского района — оз. Святого Степуринского лесничества (оно же оз. Светлое бывш. Кулебакского района) и оз. Святого у с. Дедово (Назаров, 1928—1929; Аверкиев, 1938; Никитина, 1968). Приведенные нами два местонахождения *I. lacustris* — новые для Горьковской области.

I. lacustris принадлежит к бореальным элементам флоры — к видам, переходным от бореальной к атлантической группе (Вальтер — Алехин, 1936). Его основной ареал лежит в Северо-Западной Европе, советской Прибалтике и Прибеломорье. В средней полосе европейской части СССР этот вид приводится также для Калининской, Ярославской, Владимирской и Ивановской областей (Маевский, 1964). М. И. Назаров (1928—1929) считает *I. lacustris* реликтом ледниковой эпохи.

4. **Isoëtes tenella** Lem. ex Desv. (*I. echinospora* Dur.). Собран авторами в состоянии спороношения 31 VII и 26 IX 1968 в восточной части области (в «Заволжье») на оз. М. Плотово Воротынского района. Растет на мелководье глубиной до 1 м. Образует на северном берегу чистые заросли и асс. Sparganium gramineum — Isoëtes tenella с обилием до cop.2, единично встречается в асс. Nuphar luteum. Собран авторами в состоянии спороношения также 26 IX 1968 в восточной части области (в «Заволжье») на южном берегу оз. Б. Плотово Воротынского района. Растет на мелководье глубиной до 10—15 см единичными экземплярами среди разреженного тростника (изучить распространение растения по всему побережью не удалось).

До сих пор *I. tenella* был известен в Горьковской области в двух пунктах — на оз. Пырском Дзержинского района и оз. Святом Степуринского лесничества Навашинского района (оно же оз. Светлое бывш. Кулебакского района) (Назаров, 1928—1929; Аверкиев, 1938). Приведенные нами два местонахождения *I. tenella* — новые для Горьковской области.

Согласно «Флоре СССР» (1934), основная область распространения *I. tenella* — Северо-Западная и Атлантическая Европа, советская Прибалтика и Прибеломорье. В Средней полосе европейской части СССР (Маевский, 1964) он известен также из Калининской, Ярославской, Владимирской и Рязанской областей. Назаров (1928—1929) считает *Isoëtes tenella*, так же как и *I. lacustris*, реликтом ледниковой эпохи.

ЛИТЕРАТУРА

Аверкиев Д. С. (1938). Определитель растений Горьковской области. — Боров Е. Г. (1960). Забытые виды И. И. Георги из Байкальской флоры. Бот. мате 20. — Вальтер Г., В. Алехин. (1936). Основы ботанической географии. Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — М няев Н. А. (1965). Сибирские таежные элементы во флоре Северо-Запада евр пейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР. — Назаров М. (1928—1929). Еще несколько данных о растительности боровых песков юго-западн части Нижегородской губернии. Производит. силы Нижегородск. губ., 9. — Ник тина И. Г. (1968). Полушник озерный — *Isoëtes lacustris* L. у с. Дедово Горьк ской области. Уч. зап. Горьковск. гос. унив., 90, сер. биолог. — Определите растений Московской области. (1966). — Попов М. Г. (1957). Фло Средней Сибири, I. — Флора СССР. (1934). I. — Flora Europaea. (1964).

Горьковский государственный университет. (Получено 18 V 1971).

УДК 581.165 : 58

Т. А. Безделева

НОВЫЙ СПОСОБ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕКЦИИ *PES-GALLINACEUM* IRMSC РОДА *CORYDALIS* MEDIC.

С 3 рисунками

T. A. BEZDELEVA. NEW WAY OF VEGETATIVE PROPAGATION OF THE REPRESENTATIVES OF SECTION *PES-GALLINACEUM* IRMSCH., OF THE GENUS *CORYDALIS* MEDIC.

В статье рассматривается не отмечавшийся до сих пор в литературе спос вегетативного размножения хохлаток путем формирования своеобразной клубнев структуры на эфемерном ассимилирующем побеге. Это явление исследовано в п родной обстановке у *Corydalis remota* Fisch., а также обнаружено на гербарн образцах *C. bracteata* Pers. Приводятся данные о выраженности такого рода ве тативного размножения *C. remota* в онтогенезе и в различных экологическ условиях.

В течение 1969—1970 гг. в Супутинском заповеднике (Южное П морье) мы изучали морфогенез жизненной формы *Corydalis remota* Fis ex Maxim. Ареал *C. remota* довольно обширен: она встречается в Севе Восточном Китае, на п-ове Корея, Японии, а также в Даурии, Удском, сурийском и Зее-Бурейнском регионах в пределах СССР. К. А. Собол ская (1958) отмечает дизъюнктивность ареала вида, указывая на изо рованное местонахождение его в северо-западной части Тувы.

В Супутинском заповеднике *C. remota* обычна в уремных лес иногда заболоченных, а также произрастает в дубняках на крутых ск нах южной экспозиции. Северных склонов избегает, не поднимаясь ним высоко.

C. remota относится к секции *Pes-gallinaceum*, которая по М. Г. пову (1937), в пределах СССР объединяет 13 видов травянистых по карпиков. Все они — весенние эфемероиды с ежегодно замещающим подземным клубнем. 4 вида секции — *C. ambigua* Cham. et Schlecht., *C. mariifolia* Maxim., *C. remota*, *C. repens* Mandl et Muehld. — произраста на территории Приморского края.

Сведения о вегетативном размножении *C. remota* в литературе отс ствуют. Однако для *C. halleri* Willd., которую Попов (1937) счита близкородственной и викарной по отношению к *C. remota*, Т. Т. Тро мов (1952) описал способ вегетативного размножения путем замещен старого клубня двумя новыми (обычно же формируется лишь один к бень замещения, что не приводит к увеличению числа особей).

Клубень проростка *C. halleri* имеет гипокотильное происхожде (Velenovsky, 1906; Ryberg, 1959; Смирнова, 1968). В первый год под

родышевой почкой, расположенной на этом клубне, а в последующие годы под наиболее крупной пазушной почкой в сохранившейся базальной части отмершего побега происходит интенсивное деление клеток камбиального кольца и формируется клубень замещения, находящийся внутри постепенно отмирающего старого клубня (Irmisch, 1863; Ryberg, 1959; Смирнова, 1968). Иногда полного развития достигают две почки, и тогда под каждой из них закладывается по камбиальному кольцу, что приводит в дальнейшем к образованию двух клубней замещения (Трофимов, 1952). Наблюдения Т. Т. Трофимова получили подтверждение (Ryberg, 1959; Смирнова, 1968). Смирнова отметила, что такое размножение у *C. halleri* наблюдается лишь в средневозрастном и старом генеративном состояниях.

Исходя из родственных отношений *C. halleri* и *C. remota* можно было предполагать, что аналогичное вегетативное размножение имеется и у *C. remota*. Действительно, в средневозрастном генеративном состоянии [1] наряду с интенсивным семенным размножением *C. remota*, как и *C. halleri*, иногда размножается вегетативно, формируя два клубня замещения. Особи с двумя клубнями замещения чаще попадаются на богатых почвах и на увлажненных участках хорошо инсолируемых южных склонов, т. е., по-видимому, в оптимальных условиях.

Вегетативное размножение по описанному Т. Т. Трофимовым способу мы обнаружили и у других дальневосточных представителей секции: *C. ambigua*, *C. fumariifolia* и *C. repens*; вероятно, оно характерно для всех видов секции *Pes-gallinaceum*.

Но *C. remota* обладает еще одним способом вегетативного размножения, до сих пор не отмеченным в литературе и не обнаруженным нами у других дальневосточных видов хохлаток этой секции, несмотря на самые тщательные поиски.

От подземного ежегодно замещающегося клубня *C. remota*, который можно назвать клубнем возобновления, отходит эфемерный годичный побег (рис. 1 и 2).[2] В основании побега находятся 3 (редко 2 или 4) сближенных чешуевидных листа. В пазухах этих чешуевидных листьев закладываются почки, одна из которых в пазухе первого чешуевидного листа разовьется в побег будущего года. Имматурные и молодые вегетативные особи имеют в верхней части побега сближенные листья: четвертый чешуевидный и 2 зеленых ассимилирующих. У генеративных особей междоузлия этих фитомеров удлиненные (рис. 2). Верхушечная почка особей, находящихся в предгенеративных возрастных состояниях, остается под землей, иногда на глубине до 5—6 см. Побег генеративных особей заканчивается соцветием, формирующимся из верхушечной почки. Имматурные и молодые вегетативные особи в области верхних сближенных узлов эфемерного побега формируют второй клубень, образующийся в результате утолщения стеблевой части побега. В отличие от расположенного в основании побега клубня возобновления этот клубень мы называем клубнем размножения (рис. 1 и 2). Междоузлие между двумя последними низовыми чешуевидными листьями у особей с двумя клубнями — клубнем возобновления и клубнем размножения — всегда удлиненное и, подобно столону, располагается плагиотропно (рис. 1 и 2). Длина его может достигать 10—15 см. По окончании вегетации вместе с надземной частью эфемерного побега отмирает и столонообразная часть его, расположенная под землей, это происходит в первых числах июня. В результате связь между клубнем возобновления и клубнем размножения прерывается, а число особей увеличивается вдвое, ибо дальнейшее развитие каждого из клубней происходит обособленно. Укороченная базальная часть эфемерного побега при этом не отмирает и вместе с первыми низовыми че-

[1] В онтогенезе *Corydalis remota* мы выделяем возрастные группы: предгенеративную (проростки, ювенильные, имматурные и молодые вегетативные), генеративную (молодые, средневозрастные и старые генеративные) и сенильную.

[2] Эфемерным годичным побегом мы называем побег, формирующийся из пролептически раскрывающейся в конце лета почки клубня и функционирующий в надземном ассимилирующем состоянии в течение 5—6 недель весной.

шуевидными листьями сохраняется на клубне возобновления до ве следующего года.

В зависимости от размеров клубней размножения на следующий из них разовьются особи, которые по морфологическому строению, мерам и функционированию можно отнести к различным возраст группам: от ювенильной до генеративной. В данном случае возраст состояние возникшей в результате вегетативного размножения особи висит от величины запаса пластических веществ, полученного ею от теринского растения.

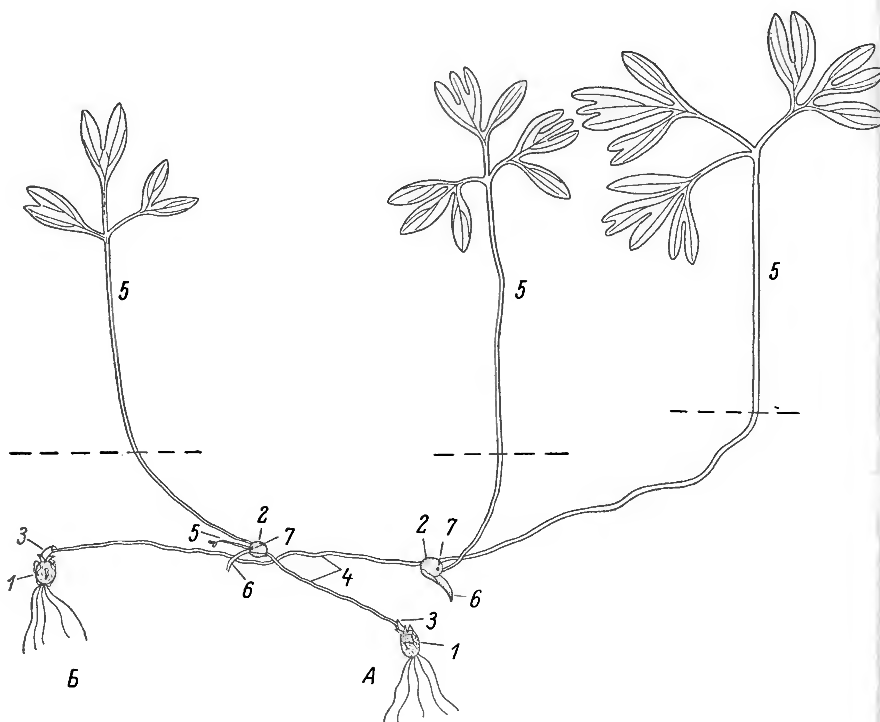


Рис. 1. Морфологическая структура особей *Corydalis remota*, находящихся в п генеративных возрастных состояниях.

А — имматурная особь; *Б* — молодая вегетативная особь. *1* — клубень возобновления; клубень размножения; *3* — базальная часть побега с тремя сближенными чешуевид листьями; *4* — столоноподобное удлиненное междоузлие; *5* — ассимилирующие листья; *6* — вертый чешуевидный лист; *7* — верхушечная почка; - - - — уровень почвы.

Особи, развившиеся из клубней размножения, отличаются от осо развившихся из клубней возобновления, лишь по форме и окр клубня. Клубень размножения всегда имеет светлую окраску и ч бывает уплощен, тогда как клубень возобновления всегда округлы имеет темно-серую окраску от шелушивающихся остатков клубня шлого года; кроме того, на нем видны остатки базальной части эфе ного годичного побега с тремя низовыми чешуевидными листь а на клубне размножения видны остатки оснований срединных асс лирующих листьев или же остатки засохшего генеративного по (рис. 3). По мере роста побега, развивающегося из клубневой по пластические вещества клубня возобновления и клубня размножения ходуются, ткани клубней пустеют, высыхают, а затем под давле формирующихся внутри них клубней следующего года, клубней возоб ления, слущиваются — клубни линяют. После линьки клубни, а в нейшем и особи, развившиеся из них, неотличимы друг от друга. С вегетативного происхождения, начиная с ювенильных и кончая ге тивными, также образуют клубни размножения (рис. 2, *Б*).

В онтогенезе клубень размножения впервые появляется, как правило, в имматурном возрастном состоянии, однако нами найдено несколько ювенильных особей с двумя клубнями; правда, это были особи вегетативного, а не семенного происхождения. Как показали наблюдения, у имматурных и молодых вегетативных особей клубень размножения встречается почти в 100% случаев независимо от экологической обстановки. В этих возрастных состояниях формирование клубня размножения происходит в результате утолщения стеблевой части эфемерного побега от верхнего чешуевидного листа до верхушечной почки (рис. 1, *3А*).

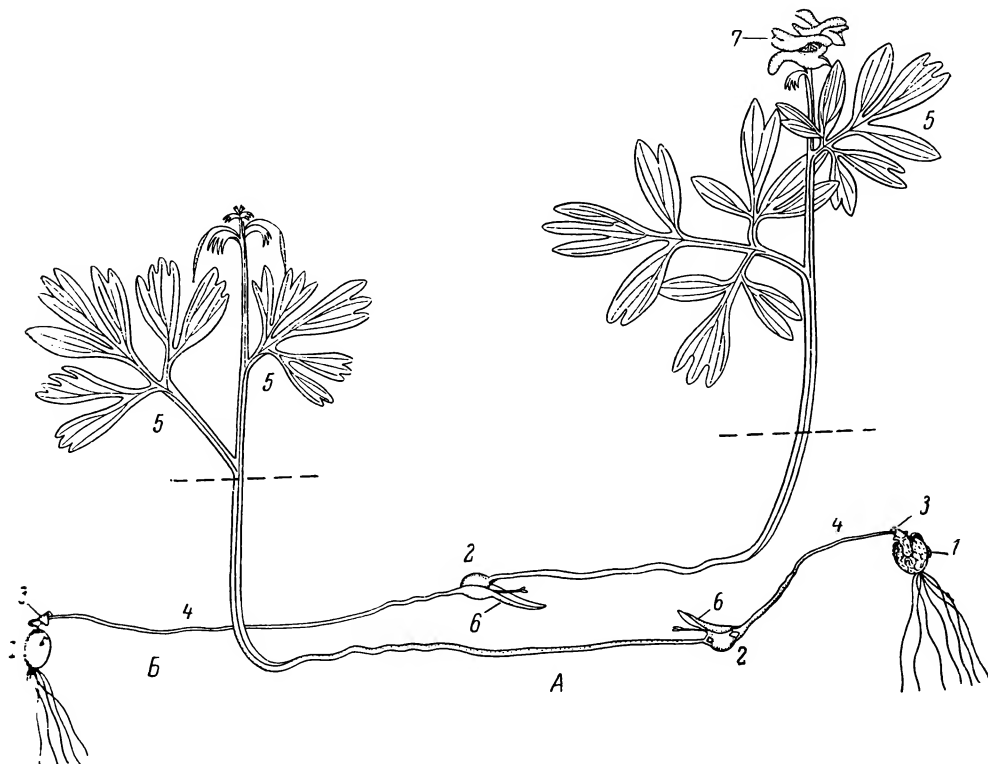


Рис. 2. Морфологическая структура генеративных особей *Corydalis remota*, развившихся из клубня возобновления (*А*) и клубня размножения (*Б*).

1 — клубень возобновления; *2* — клубень размножения; *3* — базальная часть побега с тремя сближенными чешуевидными листьями; *4* — столоноподобное удлиненное междоузлие; *5* — ассимилирующие листья; *6* — четвертый чешуевидный лист; *7* — соцветие; - - - — уровень почвы.

В генеративном возрастном состоянии не все особи образуют клубень размножения, и образование его здесь, по-видимому, зависит от экологических условий. Мы проводили сборы в нескольких местообитаниях, расположенных в разных элементах мезорельефа: в долинном лесу, на каменистых россыпях в нижней части склона и в разреженном дубняке на крутом скалистом склоне. Подсчеты показали, что больше всего генеративных особей с двумя клубнями встречается в нижней части склона — 82%, меньше их в дубняке на склоне — 56%, причем здесь двухклубневые особи чаще попадаются в расщелинах между камнями и несколько реже на однородном субстрате. В сырых уремных лесах эта величина уменьшается до 43%. Разницу эту можно объяснить различным режимом увлажнения местообитаний в разных элементах мезорельефа: по-видимому, оптимум увлажнения для данного вида находится в местообитаниях, расположенных в нижней части склона. Но, возможно, имеет значение и богатство почв, очевидно, также различное в разных элементах мезорельефа.

Клубень размножения генеративных особей морфологически отл чается от такового имматурных и молодых вегетативных особей, ибо с образуется в результате утолщения узла чешуевидного листа и пазушно почки (рис. 2, *3Б*). В генеративном возрастном состоянии клубень ра множения формируют только молодые генеративные особи. У генерати

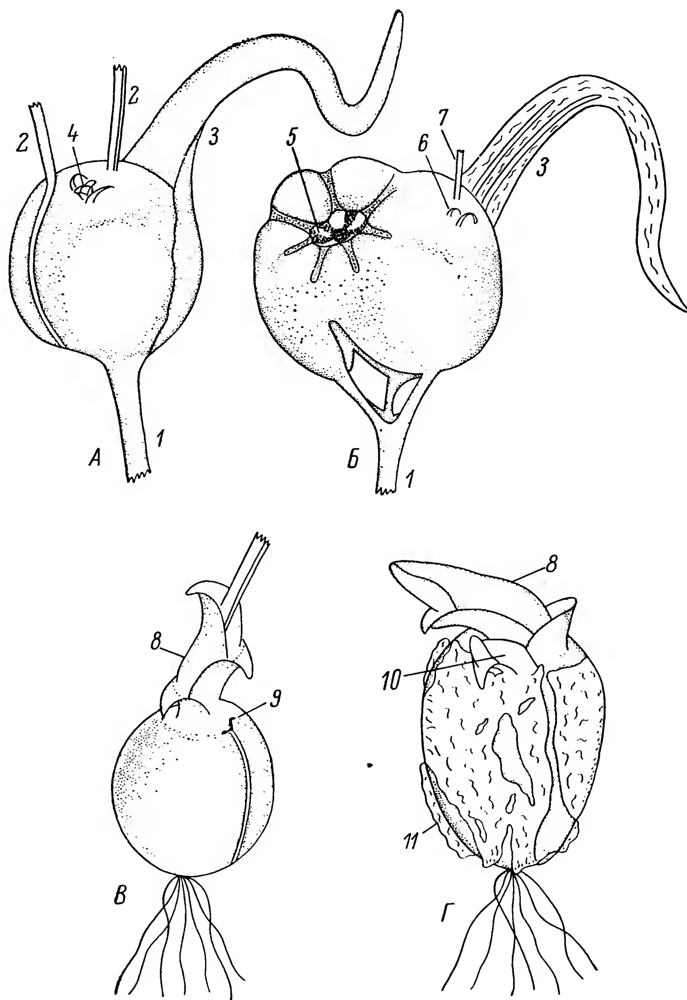


Рис. 3. Морфологическая структура клубней *Corydalis remota*.

А — моноподиальный клубень размножения предгенеративных особей; *Б* — симподиальный клубень размножения генеративных особей; *В* — клубень размножения II года; *Г* — клубень возобновления. *1* — участок удлиненного междоузлия; *2* — основания ассимилирующих листьев; *3* — чешуевидный лист; *4* — верхушечная почка; *5* — рубец генеративного побега; *6* — пазушная почка; *7* — основание листа, развившегося из пазушной почки; *8* — базальная часть побега с низовыми чешуевидными листьями; *9* — остаток ассимилирующего листа предыдущего года на клубне размножения; *10* — базальная часть побега предыдущего года на клубне возобновления; *11* — шелушивающиеся ткани старого клубня.

ных особей клубень размножения формируется симподиально за счет ковой почки, а в предгенеративных возрастных группах он образуе моноподиально за счет верхушечной почки.

Нами найдено несколько особей, образовавших на эфемерном поб два последовательно расположенных по его длине клубня размножен один — симподиальный, другой — моноподиальный.

При просмотре гербария в Ботаническом институте АН СССР, в М сковском университете и в Биолого-почвенном институте Дальневост

...ного филиала СО АН СССР во Владивостоке мы обнаружили описанные выше клубни размножения у *C. bracteata* Pers. — сибирского вида той же секции, по внешнему облику очень напоминающего *C. remota*.

Заключение

У хохлатки расставленной *Corydalis remota* наблюдается вегетативное размножение путем образования клубня (клубней) размножения на эфемерном побеге: или за счет его верхушечной почки — моноподиально (в прегенеративном периоде), или в его узлах за счет пазушной почки — симподиально (у генеративных особей). Аналогичное размножение обнаружено на гербарных образцах *C. bracteata*. В ходе онтогенеза хохлатка расставленная размножается вегетативно: в прегенеративном периоде — клубнями размножения, в генеративном — клубнями размножения (молодые генеративные особи) и клубнями возобновления (средневозрастные и старые генеративные особи). Образование клубня размножения генеративными особями наблюдается не всегда и, по-видимому, зависит от экологических условий. Все дальневосточные виды хохлаток из секции *Pes-gallinaceum* могут размножаться клубнями возобновления — способом, описанным Т. Т. Трофимовым для *C. halleri*, — это явление, вероятно, свойственно всем представителям секции. Поскольку дальневосточные виды секции морфологически весьма трудно различаются, способность образовывать клубень размножения только хохлаткой расставленной может служить верным систематическим признаком, надежно отличающим ее от других дальневосточных видов секции.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой и А. И. Шретер. (1967). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора Дальнего Востока. — Попов М. Г. (1937). Семейство маковые. Флора СССР, 7. — Смирнова О. В. (1968). Жизненные циклы, численность и возрастной состав популяций основных компонентов травяного покрова дубрав. Канд. диссерт. М. — Соболевская К. А. (1958). Основные моменты формирования флоры и растительности Тувы. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 3. — Трофимов Т. Т. (1952). Вегетативное размножение хохлатки Галлера. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 57, 3. — Irmisch T. N. (1863). Über einige Fumariaceen. Beitr. z. vergl. Morph., 6. — Ryberg M. (1959). A morphological study of *Corydalis nobilis*, *C. cava*, *C. solida* and some allied species with special reference to their underground organs. Acta horti bergiani, 19, 3. — Velenovsky J. (1906). Vergleichende Morphologie der Pflanzen.

Московский государственный педагогический институт им. В. И. Ленина.

(Получено 26 V 1971).

УДК 511.1 : [581.45+581.47] : 582.751.9

Д. Д. Басаргин

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ЛИСТЬЯМИ И ПЛОДАМИ *PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR.

С 3 рисунками

D. D. BASARGIN. QUANTITATIVE RELATIONS BETWEEN LEAVES AND FRUITS IN *PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR.

Установлено, что числа семенных гнезд в плодах и числа пар листочков у листьев плодоносных побегов амурского бархата, как правило, совпадают. В популяциях вида количественно преобладают 5-гнездные плоды и 5-парные листья. Отношение суммы плодов к сумме листочков листьев плодоносного побега в целом обычно меньше единицы.

В статье Ю. А. Урманцева (1967) о статистической сущности биологических объектов показано, какие широкие возможности открываются

перед исследователями, взявшими за правило строгий статистическ подход в изучении живой природы.

Изучение количественных признаков у растений позволяет получи информацию об определенных соответствиях между органами иссл дуемого вида.

В настоящем сообщении рассматривается вопрос о количественн признаках у амурского бархата *Phellodendron amurense* Rupr. (сем. *Rut ceae*) на примере его листьев и плодов. В целях установления конкре ных количественных соотношений между листьями и плодами у *Ph. am rense* мы обследовали в 1966—1968 гг. в середине августа в южных ра онах Приморского края естественные и культурные насаждения это растения.

Мы исходили из предположения, что между листьями и плода у бархата имеются определенные числовые и количественные соотве ствия. В целях получения точных результатов был проведен количестве ный анализ семенного состава плодов, учет состава листьев по чис пар листочков и учет общего количества листочков всех листьев на г неративных побегах с фертильной кистью. Было вскрыто около 5 тыс плодов, при этом учитывалось количество плодов с соответствующ числом семенных гнезд на каждой кисти. Проведен отдельный учет о пада семян в плодах. Всего мы подвергли анализу около 600 побег со 100 плодоносящих деревьев.

В результате первичной статистической обработки материалов выя нилось, что числа семенных гнезд в плодах и числа пар листочков вс листьев побегов совпадают, а именно:

$$\frac{\text{числа семенных гнезд в плодах}\quad 1\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6\ 7\ 8}{\text{числа пар листочков у листьев}\quad 1\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6\ 7\ 8}.$$

Следует заметить, что заключительные в листовом ряду листья с в семью парами листочков встречаются так же редко, как и плоды с в семью семенными гнездами. Обычная шарообразная форма плод нередко сменяется эллипсоидальной у плодов с семью гнездами, а 8-гнез ные плоды бывают только эллипсоидальными. Число семенных гне у аномальных плодов достигает 12—13.

В листовой системе бархата амурского абсолютное преобладание имек листья с 2—3—4—5—6—7 парами листочков. Точно так же среди всех пл дов в популяциях преобладают плоды с 2—3—4—5—6—7 семенными гне дами. Иными словами, можно записать далее отношения соответстви путем последовательного уменьшения с обеих сторон ряда 1, 2, 3, ..., 8 н два члена (по одному члену с одной стороны ряда), т. е. $\frac{2\ 3\ 4\ 5\ 6\ 7}{2\ 3\ 4\ 5\ 6\ 7}$ и $\frac{3\ 4\ 5\ 6}{3\ 4\ 5\ 6}$

Далее логически следует отношение соответствия $\frac{4\ 5}{4\ 5}$, но таковое не п лучается, ибо в популяциях преобладают листья с 3—4 парами листочко а плоды — с 4—5 семенными гнездами, т. е. налицо несоответствие $\frac{4\ 5}{3\ 4}$ При этом численность листьев с 4 парами листочков в генеральной совоку ности составляет величину моды (Мо≈35%) (Басаргин, 1971). У пл дов же наибольшая доля в генеральной совокупности приходится н 5-гнездные формы (свыше 50%).

Можно получить отношение $\frac{4\ 5}{4\ 5}$, если изменить представление о непар ноперистосложных листьях бархата. К примеру, 4-парный (9-листочко вый) непарноперистый лист фактически следует рассматривать ка 5-парный (рис. 1).

В листовой системе бархата существуют переходные формы, у которы обычно цельный апикальный листочек является рассеченным в той ил иной степени вплоть до полного его расчленения. На рис. 1 показано, чт листья 1, 2, 3 и 4 — это по существу модификации одного 5-парного лист внешне представляющегося 9-листочковым. У всех непарнопересты листьев апикальный листочек в функциональном отношении представляе

собой одну как бы сросшуюся пару листочков (рис. 1, *5*). Парноперистые формы для вида невыгодны, поэтому преобладают непарноперистосложные листья.

Среди ювенильных листьев встречаются формы, состоящие из одной пластинки с проявлениями признаков расчленения на пару листочков (Нечаев, 1960) (рис. 2). Поэтому есть основание листовой ряд 1 2 3 4 5 6 7 8 переписать в ином виде: 2 3 4 5 6 7 8 9, но, учитывая смысл рис. 2,

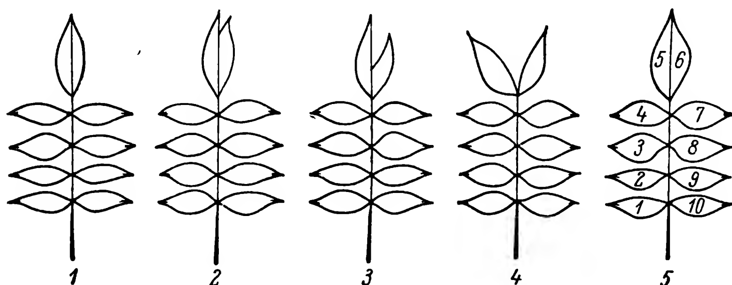
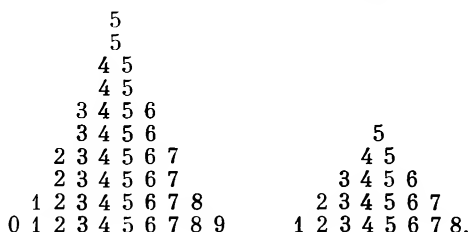


Рис. 1. Форма непарноперистосложного листа и его модификации у *Phellodendron amurense*.

1 — 4-парный (9-листочковый, непарноперистый) лист; *2*, *3* — расчленение апикального листочка; *4* — полное расчленение апикального листочка, образование 5-парного листа; *5* — 5-парный лист (апикальный листочек является двойным).

представим полный ряд 1 2 3 4 5 6 7 8 9. Этим самым получившееся выше несоответствие $\frac{4\ 5}{3\ 4}$ устраняется заменой его отношением $\frac{4\ 5}{4\ 5}$. На основе такого преобразования можно показать в целом картину числовых и количественных соответствий между листьями и плодами бархата в виде геометрически правильной пирамиды цифр:



5
5
4 5
4 5
3 4 5 6
3 4 5 6   5
2 3 4 5 6 7   4 5
2 3 4 5 6 7   3 4 5 6
1 2 3 4 5 6 7 8   2 3 4 5 6 7
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9   1 2 3 4 5 6 7 8.

В большой пирамиде горизонтальные (нечетные снизу вверх) ряды цифр обозначают формы листьев с соответствующим числом пар листочков, в четных рядах записаны формы плодов с соответствующим числом семенных гнезд. Высота вертикальных столбцов отражает собой в пропорциональном отношении долю соответствующих форм в генеральной совокупности. Так, на долю 4—5-парных листьев приходится до 89%. Плоды с 4—5-семенными гнездами составляют более 83% от всей массы (табл. 1). Таким образом, вертикальные столбцы с цифрами 4 и 5 представлены в пирамиде наибольшими. Соответственно столбец пятерок наивысший. Следовательно, основное свойство изображенной пирамиды состоит в том, что к середине ряда 1, 2, 3, ..., 8 общая доля форм с соответствующим числом элементов пропорционально возрастает. Малая пирамида представляет сокращенный вариант, в котором каждый ряд указывает на наличие плодов и листьев с соответствующим числом элементов. Без верх-

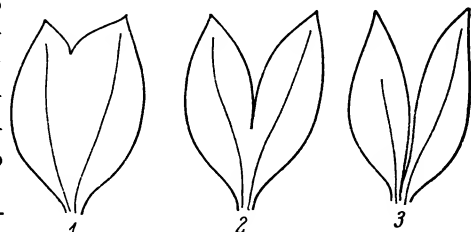


Рис. 2. Расчленение пластинки простого листа *Phellodendron amurense*.

1 — слабое расчленение; *2* — глубокое расчленение; *3* — полное расчленение.

ней пятерки малая пирамида обладает одним из следующих математи-ских свойств:

$$\begin{array}{cccccccc} & & & 4 & 5 & & & \\ & & 3 & 4 & 5 & 6 & & \\ & 2 & 3 & 4 & 5 & 6 & 7 & \\ 1 & 2 & 3 & 4 & 5 & 6 & 7 & 8 \end{array} \qquad \begin{array}{l} 9 \times 4 = 36 \\ 18 \times 3 = 54 \\ 27 \times 2 = 54 \\ 36 \times 1 = 36, \end{array}$$

т. е. произведения суммы чисел нижнего (1) и верхнего (4) горизонта-ных рядов и их порядковых номеров снизу вверх равны 36. Произведен- суммы чисел двух средних рядов (2 и 3) и их порядковых номе- равны 54. Суммы чисел каждого по- рядку ряда отличаются друг от дру- девятью единицами:

$$\underset{4}{(9)} + 9 \underset{3}{(18)} + 9 \underset{2}{(27)} + 9 \underset{1}{(36)}.$$

Приведенные пирамиды чисел в ст- гом смысле моделируют сам принц- количественных соответствий меж- листьями и плодами амурского ба- хата. Графическое изображение эт- соответствий показано на рис. 3.

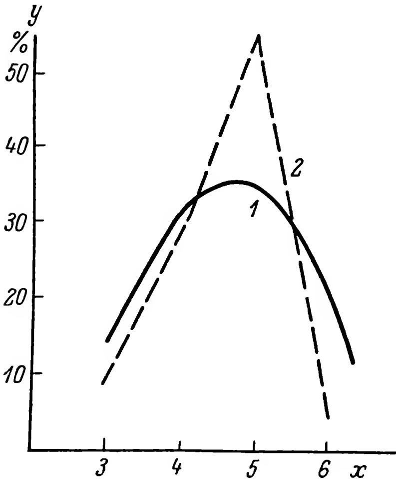


Рис. 3. Количественные соответствия меж- листьями и плодами *Phellodendron amuren*-

1 — листья; *2* — плоды; x — числа пар листочк- у листьев и семенных гнезд в плодах; y — общ- доли (в %) соответствующих листьев и плод-

Высокое поднятие пика 5-гнездных плодов фактически устраняетс- если учитывать отпад семян вследствие недоразвития зародыша по к- ким-то причинам. Отпад семян у бархата в 1966—1968 гг. составля- свыше 16%, причем на долю 5-гнездных плодов приходится более 9- (табл. 1). В составе 5-гнездных плодов отпад семян достигает 20—26%. Большей частью в каждом 5-гнездном плоде естественная потеря семя- вследствие отпада составляет минимум одно семя; полноценного развити- таким образом, достигают только 4 семени в других 4 гнездах. В ито- получается, что при созревании 5-гнездные плоды в значительной час- оказываются 4-семенными. 4-гнездных плодов в популяциях в 2 ра- меньше 5-гнездных, соответственно и отпад семян у них в 2 раза меньш- (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Количественный состав плодов и семян в них

	Плоды и семена	Число семенных гнезд в плодах					Всего (в %)			
		2	3	4	5	6	пло-ды	гнез-да	нераз-витые семена	полн- ценн- семе-
Всего в %	плоды	2.6	8.7	28.2	55.2	4.2	100	—	—	—
	семенные гнезда	2.2	5.8	25.2	61.5	5.6	—	100	—	—
	неразвитые семена	0.1	1.8	4.0	9.4	0.8	—	—	16.5	—
	полноценные семена	1.1	4.7	21.3	51.5	4.9	—	—	—	83.-

Если учитывать количество плодов не по числу гнезд, а по числ- зрелых семян в них, то на рис. 3 пик плодов резко упадет вниз и буде- находиться вблизи кривой листьев, но чуть выше ее. Таким образом, ко- личество плодов с 5 зрелыми семенами окажется близким количеств- листьев с 5 парами листочков. Значительный отпад семян у 5-гнездны-

плодов устанавливает фактическое количественное равновесие между листьями и плодами у бархата амурского.

Количество плодов в кистях варьирует преимущественно в пределах 15—35 и достигает 50, а общее количество семенных гнезд в них достигает 200—240. Небезынтересно сравнение общей суммы всех листочков (f) листьев с общей суммой всех плодов (c) кисти с одного и того же генеративного побега, находящегося в оптимальных условиях развития в кроне. На примерах, приведенных в табл. 2, показано существование трех групп отношений сумм плодов и листочков $\frac{c}{f}$ на плодоносных побегах, а именно:

$$1)\ \frac{c}{f} > 1; \quad 2)\ \frac{c}{f} \simeq 1; \quad 3)\ \frac{c}{f} < 1,$$

или

$$\left(\frac{c}{f}\right)_1 > \left(\frac{c}{f}\right)_2 > \left(\frac{c}{f}\right)_3.$$

Максимальная разность $c-f=8$ является пределом для первого отношения $\frac{c}{f} > 1$. Значение среднего отношения составляет $\bar{x} = \frac{26}{29} = 0.9$. Варьирование значений отношений находится в интервале 0.55—1.40. Положительную роль для нормального развития плодов имеет третье отношение $\frac{c}{f} < 1$, являющееся основным для бархата амурского. При первом отношении $\frac{c}{f} > 1$ наблюдается максимальный отпад плодов и семян в них. При оптимальных условиях развития плодоносных побегов характерна тенденция к среднему (второму) отношению

$$\left(\frac{c}{f} > 1\right)_1 \rightarrow \left(\frac{c}{f} \simeq 1\right)_2 \leftarrow \left(\frac{c}{f} < 1\right)_3.$$

В сущности это тенденция к количественному равновесию на плодоносных побегах в системе листья—плоды.

Рассмотренные выше числовые и количественные соответствия между листьями и плодами у амурского бархата в какой-то мере позволяют судить о наличии у этого вида эволюционной морфогенетической близости органов в системе побег—лист—плод или побег—лист—цветок. Доминирование в популяциях 5-парных листьев наряду с 5-гнездными плодами дает основание считать, что в системе лист—цветок морфогенетическая близость особенно четко проявляется в виде «средней нормы» в числе пар листочков у листовых пластинок, в числе чашелистиков, лепестков, тычинок и семяпочек в цветках. Эта «средняя норма» неизменно выражается числом 5. Цветок бархата амурского в своем происхождении из листа сохранил количественную форму 5 элементов. Обычно же у видов наблюдается смещение некоторых пропорций в результате эволюционной дивергенции, приводящей к «размыву» сходства количественных признаков в системе органов лист—цветок.

ТАБЛИЦА 2

Примеры отношений сумм плодов и листочков $\frac{c}{f}$ на плодоносных побегах

$\frac{23}{19}$	$\frac{34}{37}$	$\frac{21}{29}$	$\frac{38}{38}$	$\frac{21}{27}$	$\frac{24}{32}$	$\frac{25}{31}$	$\frac{28}{37}$	$\frac{29}{31}$	$\frac{21}{26}$	$\frac{34}{26}$
$\frac{21}{30}$	$\frac{15}{27}$	$\frac{29}{36}$	$\frac{28}{36}$	$\frac{30}{27}$	$\frac{16}{26}$	$\frac{19}{23}$	$\frac{22}{29}$	$\frac{35}{36}$	$\frac{33}{28}$	$\frac{36}{32}$
$\frac{26}{29}$	$\frac{24}{26}$	$\frac{18}{25}$	$\frac{27}{22}$	$\frac{17}{23}$	$\frac{33}{33}$	$\frac{20}{27}$	$\frac{19}{26}$	$\frac{28}{27}$	$\frac{20}{24}$	$\frac{21}{25}$
$\frac{22}{27}$	$\frac{29}{34}$	$\frac{34}{37}$	$\frac{28}{25}$	$\frac{43}{35}$	$\frac{36}{38}$	$\frac{23}{28}$	$\frac{30}{31}$	$\frac{31}{27}$	$\frac{28}{20}$	$\frac{23}{26}$

У бархата амурского в зависимости от различных экологических условий наблюдаются те или иные отклонения от показателей оптимальной

уравновешенности в системе побег—лист—плод, что обычно маскиру[е] тенденцию к количественной уравновешенности в данной системе. В при[н]ципе рассмотренная выше корреляция, выражающаяся в числовых [и] количественных соответствиях между листьями и плодами по правил[у] построенной пирамиды чисел, сохраняется в целом для популяций вид[а] независимо от характера изменчивости условий экосистемы.

ЛИТЕРАТУРА

Басаргин Д. Д. (1971). О морфологии листьев бархата амурского. Бюлл. ГБС 78. — Нечаев А. П. (1960). Ретенция листовой пластинки бархата амурского Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 1. — Урманцев Ю. А. (1967). О ста тистической сущности биологических объектов. I. Основные приемы биометри[и] Физиолог. раст., 14, 2.

Институт биологически активных веществ
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР,
г. Владивосток.

(Получено 4 I 1970).

УДК 581.133.12 : 581.143.21 : 581.44 : 582.5

П. В. Лебедев, М. Ф. Мельникова и О. Н. Минеева

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ ТОЧКИ РОСТА ВЕГЕТАТИВНОГО УДЛИНЕННОГО ПОБЕГА *BROMUS INERMIS* LEYSS. В ЗАВИСИМОСТИ ОТ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ

С 3 рисунками

P. V. LEBEDEV, M. F. MELNIKOVA AND O. N. MINEEVA. STRUCTURAL CHANGES OF GROWTH POINT OF VEGETATIVE PROLONGED SHOOT OF *BROMUS INERMIS* LEYSS. IN CONNECTION WITH THE LEVE[L] OF NITROGEN NUTRITION

На продольных медианных срезах прослежены структурные изменения точк[и] роста в онтогенезе вегетативного удлиненного побега *Bromus inermis* Leyss. в связ[и] с уровнем азотного питания растений. Установлено, что в течение первых 7 пласто-хронов площадь медианного сечения точки роста увеличивается, а на протяжени[и] последующих пластохронов уменьшается. Число клеток на медианном срезе сече-ния точки роста до 13-го пластохрона возрастает, а затем постепенно снижаетс[я] Площадь сечения клетки в онтогенезе побега уменьшается. Высокий уровень азот-ного питания стимулирует деление и рост клеток и органообразовательную дея-тельность точки роста. Продолжительность пластохрона при этом сокращается.

О структурных изменениях точки роста побега в процессе формиро-вания репродуктивных органов хлебных злаков имеется обширная лите-ратура. Повышенный интерес к исследованию верхушечной меристем[ы] этих растений обусловлен хозяйственной важностью их плодов — зерно-вок. Практическая потребность обусловила необходимость прежде всег[о] изучить процессы формирования репродуктивных органов.

В значительно меньшей степени исследованы структурные изменени[я] точки роста побегов злаков в вегетативный период их развития. Особенн[о] мало сведений по этому вопросу в отношении луговых злаков, использо-вание которых сводится к многократному и многолетнему отчуждени[ю] главным образом массы надземных побегов в фазе их вегетативног[о] развития.

Имеющиеся в литературе данные о структурных изменениях точки роста побегов в вегетативный период их развития касаются, как правило, изменений, происходящих в течение одного или небольшого числа пластохронов. По хлебным злакам в этом отношении наибольший интерес представляют работы Розлера (Rosler, 1928), Аббе с сотрудниками (Abbe и др., 1941; Abbe, Phinney, 1951; Abbe, Stein, 1954), Ледина (Ledin, 1954), Кауфмана (Kaufman, 1959), Цаморы (Zamora, 1959), Сандерленда (Sanderlend, 1961), Нихольса и Мей (Nicholls, May, 1963). Изменения анатомического строения верхушки побега в онтогенезе двудольного растения космеи прослежены В. К. Василевской (1962). Интересный материал о структурных изменениях верхушечной меристемы в онтогенезе побега содержится в работе З. П. Ростовцевой (1969).

Исследований структурных изменений точки роста у вегетативных побегов луговых злаков очень мало. Некоторые отрывочные сведения по этому вопросу имеются в работе Хольта (Holt, 1954), посвященной канареечнику тростниковидному, и в работе Эванса (Evans, 1964), изучавшего райграс итальянский и райграс пастбищный. Нами (Лебедев, 1965; Лебедев и др., 1970) изучены изменения структуры конуса нарастания вегетативных побегов ряда луговых злаков по фазам их развития.

Как правило, исследования структурных изменений точки роста злаков проводились на побегах, переходящих в дальнейшем в генеративное состояние, и начинались только с фазы всходов. Но для понимания закономерностей роста, органогенеза и гистогенеза побегов луговых злаков необходимо глубокое и всестороннее изучение структурных изменений точки роста побега, начиная с зародыша и проростка. Особенно важно это для вегетативных удлиненных побегов. Первый вегетативный удлиненный побег у изученного нами костра безостого формируется из зародышевой почки зерновки. Впоследствии такие побеги образуются из пазушных почек зоны кущения в весенний период развития растений. Они продолжительный период сохраняют листообразовательную способность, не переходят в генеративное состояние и часто составляют основу продуктивности растений.

Структурные изменения точки роста в онтогенезе побега определяются не только наследственной природой растения, но и условиями внешней среды. Знание роли отдельных факторов внешней среды составляет основу разработки мероприятий по управлению ростом, органогенезом и гистогенезом побегов в целях повышения кормовой ценности и продуктивности луговых злаков.

Одним из ведущих факторов среды, влияющих на рост, органогенез и гистогенез побегов луговых злаков, является уровень азотного питания растений. В практике луговодства он может регулироваться. Но данные о влиянии уровня азотного питания растений на структурные изменения точки роста в литературе отсутствуют.

Нами была поставлена задача проследить структурные изменения точки роста в онтогенезе вегетативного удлиненного побега костра безостого в зависимости от уровня азотного питания растений.

Методика

В качестве объекта исследования был выбран костер безостый *Bromus inermis* Leyss. Растения выращивались в глиняных неглазурованных сосудах в вегетационном домике Ботанического сада Уральского университета (г. Свердловск). Сосуды набивались дерново-среднеподзолистой почвой, по 8 кг абсолютно сухой почвы на сосуд. Почва содержала 4.8% гумуса, 0.21% общего и 0.015% гидролизуемого азота. pH солевой вытяжки — 6.2. Высота сосуда 23 см, площадь поверхности почвы 650—700 см^2, емкость сосуда 10 тыс. см^3. Влажность почвы поддерживалась постоянной — 70% от полной влагоемкости. Опыт ставился в двух вариантах: 1) растения выращивались без дополнительного внесения азота,

2) с дополнительным внесением азота. Азот вносился в почву перед п
севом из расчета 1 г на сосуд, в виде раствора аммиачной селитр
В каждом сосуде выращивалось по 3 растения.

Изучение точки роста зародыша и побегов проводилось на продольн
медианных срезах толщиной 8 мк. Зерновки в течение суток намачивал
и фиксировались в смеси Навашина. Срезы делались с 10 зернов
Начиная с фазы всходов, после полного развертывания каждого нов
листа, фиксировалось по 10 верхушек главного побега. Микротомн
срезы окрашивались гематоксилином по Гейденгайну. Постоянные пре
раты готовились по методике М. Н. Прозиной (1960).

На продольных медианных срезах с помощью окуляр-микромет
определялись высота и диаметр точки роста (выше самого молодого л
стового зачатка), подсчитывалось количество клеток в тунике и корпу
в том числе и количество клеток по высоте и диаметру точки роста. П
щадь медианного сечения точки роста приравнивалась к площади по
эллипса и определялась по формуле:

$$S = 0.78DH,$$

где H — высота, D — диаметр точки роста.

Перед фиксацией каждых 10 верхушек определялась площадь после
него развернувшегося листа. В каждой верхушечной почке учитывал
количество листовых зачатков. Учет развернувшихся листьев и количест
листовых зачатков в срезанной верхушечной почке позволил определи
порядковый номер пластохрона, в котором находился побег.

Постоянные препараты (продольные медианные срезы точки рост
изучались под микроскопом МБР-3, а фотографировались под микрос
пом МБИ-6. В каждой пробе в контроле и опыте изучалось по 10 медиа
ных срезов точек роста. Средние арифметические данные получены
основе 10 повторностей. Определялась ошибка средней арифметическ
По данным о средней арифметической и построены графики, приводим
в настоящей работе.

Результаты и обсуждение

Обычно исследователи прослеживали структурные изменения точ
роста вегетативного побега, начиная со всходов, но не изучали ее строен
у зародыша и последующие изменения в процессе прорастания зерновк
таким образом, выпадал важный период формирования и развития побе

Проведенное нами изучение почечки зародыша костра безостого п
казало, что она имеет зачаточный стебелек, заканчивающийся точкой рос
колеоптиле и еще 2 листовых зачатка — в форме колпачка и овальн
бугорка. Точка роста зародышевой почечки зерновки костра имеет фор
значительной выпуклости. Она состоит из однослойной туники и неско
ких рядов клеток корпуса.

Рассмотрим сначала данные об изменении точки роста побега при обы
ном уровне азотного питания (контроль).

Площадь медианного продольного среза точки роста зародыша соста
ляет 2719 мк^2 и включает 17 довольно крупных клеток со средней п
щадью сечения 160 мк^2. Высота точки роста достигает 45.6 мк, ее диаме
в области расположения листового бугорка — 76 мк. По высоте, диамет
общей площади и величине клеток она превосходит точку роста побе
в осенний период его развития, хотя зародышевый побег находится толь
в периоде 2-го пластохрона, а осенний — в периоде 23-го.

В процессе прорастания зерновки и дальнейшего формирования побе
структура точки роста существенно изменяется. При образовании пр
ростка закладывается 3 новых листовых зачатка. Проросток становит
всходом, когда полностью развертывается первый ассимилирующий лис
В фазе всхода побег находится в периоде пятого пластохрона. За пери

от начала прорастания зерновки до всходов высота, диаметр и площадь точки роста несколько возрастают. Увеличивается и количество клеток на медианном сечении точки роста, но средняя площадь сечения клетки значительно уменьшается. По-видимому, это связано с усилением митотической активности меристемы. В течение двух последующих пластохронов скорость возрастания размеров точки роста увеличивается, количество составляющих ее клеток резко возрастает, повышается и размер клетки. За период пяти пластохронов площадь медианного сечения

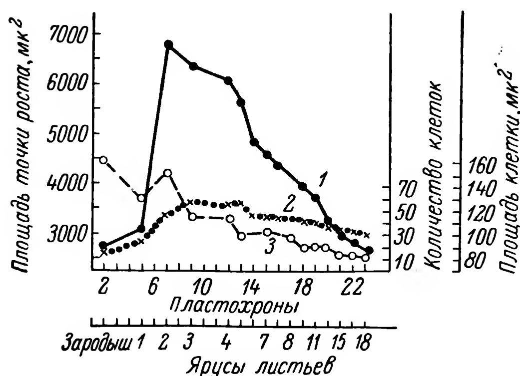


Рис. 1. Изменение структуры точки роста в онтогенезе вегетативного удлиненного побега *Bromus inermis*.

1 — изменение площади медианного сечения точки роста; 2 — изменение количества клеток на медианном сечении точки роста; 3 — изменение средней площади сечения клетки точки роста.

точки роста и число ее клеток возрастают в 2.5 раза; средний размер клетки несколько уменьшается (см. таблицу, рис. 1).

В период полного развертывания второго ассимилирующего листа, т. е. в течение 6-го и 7-го пластохронов, наблюдается резкий скачок в размерах точки роста. Общая площадь ее медианного среза увеличилась более чем в 2 раза и достигла максимальной величины — 6898 мк² (в контроле). Эти данные уточняют ранее опубликованные нами сведения (Лебедев и др., 1970). Повторные и более тщательные исследования показали, что максимальных размеров площадь медианного сечения точки роста достигает не на 21-м, а на 7-м пластохроне, т. е. в фазе 2—4 развернувшихся на побеге листьев. Резкое нарастание массы верхушечной меристемы в течение развертывания второго ассимилирующего листа, по-видимому, обусловлено длительностью этого периода (он равен 2 пластохронам) и связано с сильным увеличением ассимилирующей поверхности побега и поглощающей поверхности корней, а также усилением деятельности самой меристемы.

С начала прорастания зерновки до развертывания второго листа, за период 5 пластохронов, высота точки роста увеличилась с 45.6 до 85.4 мк, ее диаметр с 76 до 90 мк, общая площадь и число клеток возросли в 2.5 раза, но средний размер клетки несколько уменьшился.

Данные наших исследований, показывающие увеличение размеров точки роста в течение 5 пластохронов, согласуются с проведенными на других злаках наблюдениями Аббе (1941, 1951), Ледина (1954), Кауфмана (1959), И. А. Уткиной (1968) и других исследователей, установивших, что с каждым пластохроном происходит нарастание массы верхушечной меристемы. Указанные исследователи выяснили структурные изменения точки роста побегов, которые в дальнейшем переходят в генеративное состояние. Они наблюдали постепенное увеличение размеров точки роста во всех пластохронах. Нами же исследовались точки роста вегетативного удлиненного побега, который в течение всей жизни сохраняет листообразовательную способность и в осенний период отмирает. Такие побеги не образуют генеративных органов и являются побегами с незаконченным циклом развития (Серебряков, 1952).

При формировании вегетативного удлиненного побега костра безостого начиная с 8-го пластохрона наблюдается обратная картина. Размеры точки роста постепенно уменьшаются. За период с 9-го по 23-й пластохрон высота точки роста уменьшилась на 37.8%, диаметр почти на 40%, площадь медианного сечения на 61.8%, количество клеток на 30%, а площадь сечения клетки почти в 2 раза.

Структурные изменения точки роста вегетативного удлиненного побега *Bromus inermis* в зависимости от азотного питания

Ярусы листьев	Емкость верхушечной почки		Дата развертывания листа		Пластохрон		Площадь медианного среза точки роста, мк²		Число клеток на медианном сечении точки роста		Площадь сечения клетки точки роста, мк²	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
Зародыш	2	2	9 V	9 V	2	2	2719±79	2719±79	17±0.7	17±0.7	160	160
1	4	4	26 V	26 V	5	5	3120±114	3869±114	24±1.1	27±2.1	130	143
2	5	6	5 VI	5 VI	7	8	6898±227	7013±151	45±2.1	49±1.4	153	143
3	6	6	12 VI	12 VI	9	9	6350±334	7085±268	55±2.6	56±1.6	116	126
4	8	8	19 VI	19 VI	12	12	6135±232	7000±406	53±2.2	56±2.1	114	125
5	8	9	25 VI	25 VI	13	14	5692±216	6371±275	56±1.9	55±2.7	101	116
6	8	9	28 VI	28 VI	14	15	4869±345	5659±221	45±2.7	53±1.9	108	108
7	8	9	2 VII	2 VII	15	16	4651±128	4995±208	45±2.1	48±1.3	103	104
8	9	9	6 VII	6 VII	17	17	4473±137	4805±168	45±1.5	48±1.2	99	100
9	9	9	9 VII	9 VII	18	18	4552±57	4684±133	50±1.0	48±1.0	91	97
10	8	10	15 VII	13 VII	18	20	4021±171	4345±180	44±1.3	44±1.4	91	95
11	8	10	22 VII	16 VII	19	21	3748±139	4468±245	40±2.0	45±1.6	93	99
12	8	9	27 VII	19 VII	20	21	3930±156	4150±148	45±1.6	43±1.9	87	96
13	7	9	2 VIII	24 VII	20	22	3336±128	4229±263	38±2.0	44±2.4	93	96
14	7	8	8 VIII	29 VII	21	22	3189±176	3736±211	35±1.9	41±1.5	91	91
15	6	8	15 VIII	4 VIII	21	23	3145±166	3838±237	35±1.4	40±1.9	88	96
16	6	7	23 VIII	8 VIII	22	23	2851±108	3372±256	33±2.3	36±1.6	86	93
17	6	7	2 IX	16 VIII	23	24	2930±160	3154±135	34±1.6	36±1.9	86	87
18	5	6	11 IX	20 VIII	23	24	2640±84	2837±117	31±1.0	32±0.8	85	88
19	—	6	—	26 VIII	—	25	—	2750±137	—	30±1.4	—	91
20	—	6	—	2 IX	—	26	—	2496±158	—	32±1.6	—	78
21	—	6	—	9 IX	—	27	—	2050±156	—	28±0.8	—	73

Уменьшение размеров точки роста по пластохронам идет неуклонно, но нет сокращения на строго определенную величину, как это наблюдали Аббе с соавторами (1941, 1951, 1954) у точки роста побега кукурузы. В среднем за каждый пластохрон медианный срез точки роста уменьшается примерно на 1 клетку, а его высота и диаметр на 2 мк. Сокращается и площадь сечения одной клетки. Уменьшение размеров точки роста происходит не только за счет сокращения количества клеток, но и за счет уменьшения их размеров.

Причины такого изменения размеров точки роста вегетативного удлиненного побега костра остаются еще не выясненными. По-видимому, это связано с биоморфологическими и функциональными особенностями побега, который в течение всего цикла своего развития осуществляет

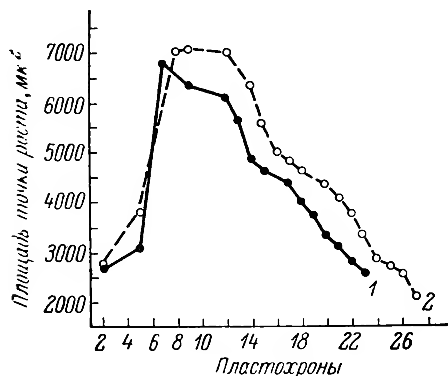


Рис. 2. Влияние уровня азотного питания растений на изменение площади медианного сечения точки роста в онтогенезе вегетативного удлиненного побега *Bromus inermis*.

1 — контроль; 2 — дополнительно внесен азот.

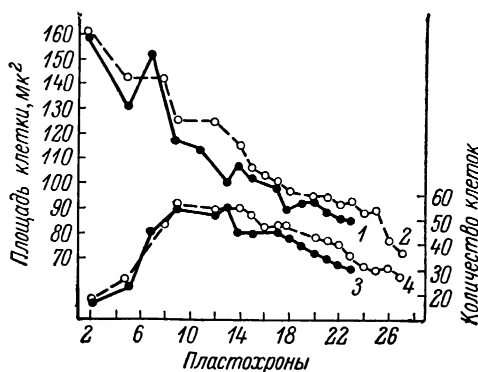


Рис. 3. Влияние уровня азотного питания растений на изменение количества клеток и средней площади сечения клетки точки роста в онтогенезе вегетативного удлиненного побега *Bromus inermis*.

Площадь сечения клетки: 1 — контроль; 2 — дополнительно внесен азот; количество клеток: 3 — контроль; 4 — дополнительно внесен азот.

органообразовательную деятельность и выполняет только трофическую функцию. Происходит снижение митотической активности меристемы, ускоряется старение клеток, наступает ранняя дифференциация тканей. Установлено (Hsü, 1944), что, когда побег бамбука достигает определенной высоты, точка роста стареет и становится значительно меньше.

Высокий уровень азотного питания растений оказывает заметное влияние на структурные изменения точки роста вегетативного удлиненного побега. Это влияние проявляется уже в период первых пластохронов — при прорастании зародыша и формировании проростка. Уже у всходов в течение 5-го пластохрона при высоком уровне азотного питания высота точки роста, количество составляющих медианный срез клеток, площадь сечения клетки и общая площадь среза больше, чем у всходов, которые не получили дополнительного азотного питания (рис. 2 и 3).

При обильном азотном питании растений максимальный размер точки роста смещается вправо на 2 пластохрона и наблюдается не в период 7-го, а в период 9-го пластохрона. В течение 3 последующих пластохронов он остается без существенных изменений. В дальнейшем, как и в контроле, размер точки роста постепенно уменьшается и в течение 27-го пластохрона достигает минимума. В конце вегетационного периода масса верхушечной меристемы побега значительно меньше, чем у побега зародышевой почечки.

В условиях обильного азотного питания главный побег костра за вегетационный период проходит 4 дополнительных пластохрона и развертывает не 18, а 21 лист. Азот стимулирует органообразовательную деятель-

ность побега и сокращает среднюю продолжительность пластохро с 5.7 до 4.9 дней. Высокий уровень азотного питания ускоряет развитие генеративных побегов. Они раньше переходят к формированию репроду тивных органов.

Интересно отметить, что как у контрольных, так и у опытных раст ний количество клеток на медианном срезе точки роста в период с начала прорастания зерновки до 12—13-го пластохрона возрастае а затем постепенно уменьшается. Размер же клеток у контрольных раст ний с 1-го до 5-го пластохрона уменьшается, с 5-го по 7-й увеличиваетс а в дальнейшем снова сокращается. Максимальную величину имен клетки точки роста зародыша, а минимальную — точки роста побе в конце вегетации.

Минимальное количество клеток на срезе точки роста наблюдает в зародыше. В конце вегетационного периода оно почти в 2 раза больш Если учесть, что площадь медианного среза в конце вегетации нескольн меньше, чем у зародыша, то станет ясным, что уменьшение размер точки роста происходит за счет сокращения средних размеров клетк

Таким образом, данные других исследователей о постепенном увелич нии размеров точки роста от пластохрона к пластохрону в вегетативнь период развития генеративного побега хлебных злаков не могут бы перенесены на удлиненные вегетативные побеги луговых злаков. После ним в силу своих физиологических и биоморфологических особенност присущи иные закономерности структурных изменений точки роста.

Выводы

1. В период формирования проростка, появления всходов и полно развертывания первых двух ассимилирующих листьев, т. е. со 2-го 7-й пластохрон у *Bromus inermis* размеры точки роста и количест составляющих ее клеток увеличиваются; площадь сечения клетки в пе вых 5 пластохронах уменьшается, а в течение 6-го и 7-го — возрастае В течение всех последующих пластохронов размеры точки роста, кол чество клеток и их величина снижаются.

2. Высокий уровень азотного питания растений стимулирует делен и рост клеток и органообразовательную деятельность точки рос Размеры последней увеличиваются. Обильное азотное питание растен ускоряет процессы заложения листовых зачатков и сокращает средн продолжительность пластохрона с 5.7 до 4.9 дня. Под влиянием высок уровня азотного питания генеративные побеги ускоряют свое развитие раньше переходят к формированию репродуктивных органов.

3. В онтогенезе вегетативного удлиненного побега продолжительно пластохрона, начиная со 2-го по 12-й, сокращается, а в течение последу щих пластохронов увеличивается. По-видимому, это связано с изме нием возраста побега, сокращением длины дня и понижением темпе туры воздуха и почвы.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. (1962). Изменение анатомического строения верхуш побега в онтогенезе космеи (*Cosmos bipinnata* Cav.). Бот. журн., 47, 11. — Ле дев П. В. (1965). Изменение морфологической структуры конуса нарастания ве тативных побегов луговых злаков. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 2. Лебедев П. В., М. Ф. Мельникова, И. А. Уткина. (1970). Структурн изменения точки роста вегетативного удлиненного побега костра безостого (*Bro inermis* Leyss.). Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 5. — Прозина М. (1960). Ботаническая микротехника. — Ростовцева З. П. (1969). Верхушечн меристема. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов в ших растений. — Уткина И. А. (1968). Изменение анатомо-морфологическ строения точки роста в онтогенезе побега ежи сборной. Уч. зап. Уральск. унив., сер. биолог., 4 — Abbe E., Z. Randolph, I. Einset. (1941). The developm tal relationship between shoot apex and growth pattern of leaf blade in dipl maize. Amer. Journ. Bot., 28. — Abbe E., B. Phinney. (1951). The growth of shoot apex in maize: external features. Amer. Journ. Bot., 38. — Abbe E., A. Ste

1954). The growth of the shoot apex in maize: Embryogeny. Amer. Journ. Bot., 41. — Evans P. (1964). A comparison of some aspects of the anatomy and morphology of italian ryegrass (*Lolium multiflorum* L.) and perennial ryegrass (*L. perenne* L.). New Zealand Journ. Bot., 2, 2. — Holt I. (1954). Initiation and development of the inflorescences of *Phalaris arundinacea* L. and *Dactylis glomerata* L. Lowa State College Journ. Sci., 28, 4. — Hsü I. (1944). Structure and growth of the shoot apex of *Sinocalamus bcecheyana* meclure. Amer. Journ. Bot., 31, 7. — Kaufman P. (1959). Development of the shoot of *Oryza sativa* L. The shoot apex. Phytomorphology, 9, — Ledin R. (1954). The vegetative shoot apex of *Zea mays*. Amer. Journ. Bot., 41, 1. — Nicholls P., L. May. (1963). Studies on the growth of the barley apex. Interrelationships between primordium formation apex length and spikelet development. Australian Journ. Biol. Sci., 16, 3. — Rosler P. (1928). Histologische Studien and Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. Planta 5, 40, 1. — Sanderlend N. 1961). Cell division and expansion in the growth of the shoot apex. Journ. Exp. Bot., 12. — Zamora P. (1959). Zonal structure of the shoot apex of *Oryza sativa* L. Philip. Agricult., 42, 10.

Уральский государственный университет,
г. Свердловск.

(Получено 11 VIII 1970).

УДК 581.845 : 582.542.2 (98)

В. В. Вихирева-Василькова

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ АРКТИЧЕСКИХ ОСОК

С 6 рисунками

V. V. VIKHIREVA-VASILKOVA. ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAVES OF SOME ARCTIC SEDGES

В статье приводятся результаты сравнительного анатомического изучения листа 9 видов осок, типичных для арктической тундры Якутской АССР. В строении листа каждого вида осоки выявлены отличительные особенности, которые могут служить дополнительными признаками при их определении. Выявлены также различия в структуре листьев у осок, относящихся к различным экологическим типам, — ксерофитам, мезофитам, гигрофитам и галофитам.

Осоковые — *Cyperaceae* являются одним из характерных семейств флоры Арктики. Наибольшим количеством видов в семействе представлен род *Carex*, однако широкое распространение имеют лишь немногие виды этого рода.

В данной статье сообщаются результаты анатомического исследования листа осок (9 видов), наиболее распространенных и характерных для арктической тундры Якутской АССР (Тихомиров и др., 1966). Краткие сведения об анатомии листа некоторых из этих осок имеются в работах Спиннера (Spinner, 1903) и В. В. Вихиревой-Васильковой (1966). Каких-либо других данных об анатомии вегетативных органов осок высокоширотной Арктики в литературе нет.

Анатомия листа осок изучена достаточно полно благодаря исследованиям целого ряда авторов (Duval-Jouve, 1873; Mazel, 1891; Nilsson, 1900; Spinner, 1903; Шенников, 1926; Радкевич, 1934; Янишевский, 1937, и др.). Установлено, что осоки, произрастающие в различных географических зонах и в разных экологических условиях, имеют однотипное строение листовой пластинки с характерными воздухоносными полостями. Наряду с этим в строении листа каждого вида имеются и некоторые особенности, отличающие его от других осок. Эти межвидовые различия в структуре листьев проявляются в строении мезофилла, форме листовой пластинки на поперечном срезе, в строении эпидермиса, расположении устьиц и в других признаках. Поэтому некоторые исследователи изучали анатомию листа осок в связи с их систематикой (Akiyama, 1933—1935, 1938; Jalas a. Hirvelä, 1964, и др.).

Материалом для настоящей статьи послужили собственные сборы а тора осок в арктической тундре в окрестностях пос. Тикси Якутской АСС Исследование проводилось по общепринятой методике на фиксирова ных в 70%-м спирте растениях. Анализировались листья на вегетативнь побегах, достигшие полного развития. Поперечные срезы и эпидермис пр готовлялись из средней части листа. Изучались листья 3—4 экземпляр каждого вида из одного и того же местообитания. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Фактический материал излагается в порядке, соответствующем пол жению исследованных видов в экологическом ряду по возрастающ степени их гигрофитности.

Carex rupestris Bell. ex All. Арктический ксерофит, произраста на сравнительно сухих участках тундры — щебнистых склонах и верш нах сопок.

Листовая пластинка 1.5—2 мм ширины и 2—4 (5) см длины, плоска относительно утолщенная, с небольшими воздухоносными полостя (рис. 1, *1А*).

Мезофилл состоит из сравнительно крупных, тонкостенных и плоті сомкнутых клеток. Под нижним эпидермисом выделяется 1—2 слоя бол или менее удлиненных палисад, остальные клетки изодиаметричесн формы. Все клетки мезофилла заполнены хлоропластами. Поверхнос листа с обеих сторон гладкая. Верхний эпидермис состоит из крупных бе цветных клеток с несколько утолщенными наружными стенками. Клет нижнего эпидермиса меньших размеров и с более утолщенной наружн стенкой. На всех рисунках эпидермиса изображены клетки, расположе ные над мезофиллом листа. Клетки эпидермиса над механической ткань и по краям листа, как обычно, отличаются меньшими размерами и бол толстыми стенками. Устьица непогруженные и находятся только н нижней стороне листа. Под устьицами имеются значительные полост Механическая ткань состоит из толстостенных волокон, расположенн в виде тяжей вдоль проводящих пучков. Ксилема и флоэма в проводящ пучках развиты одинаково, сосуды немногочисленные и узкие. Клет склеренхимной обкладки [1] имеют сильнее утолщенные внутренние стен Паренхимная обкладка состоит из тонкостенных удлиненных вдоль пучі клеток. Они отличаются незначительным содержанием хлоропласт и округлой формой на поперечном срезе (рис. 1, *1Б*).

Клетки эпидермисов в плане в виде довольно правильных вытянут прямоугольников с извилистыми, особенно у верхнего эпидермиса, бо выми стенками (рис. 1, *1В, Г*).

Подобное строение листа у *C. rupestris*, произрастающей в горах Шв ции, отмечает и Спиннер (1903).

Carex misandra R. Br. Ксеромезофит, произрастает как на ум ренно увлажненных, так и на более сухих участках тундры. Образцы бы взяты в средней части склона сопки.

Листовая пластинка 2—3 мм ширины и 5—8 см длины, по краям то кая, от листа *C. rupestris* отличается асимметричностью [2] и относител более крупными воздухоносными полостями (рис. 1, *2А*). Под нижн эпидермисом выделяется 1 слой палисад, остальные клетки мезофил изодиаметрической формы. Клетки верхнего эпидермиса много крупн нижнего. Наружные стенки обоих эпидермисов значительно утолще Механические волокна толстостенные. Устьица, под которыми имеют тоже крупные полости, непогруженные и находятся только на нижн стороне листа. В проводящих пучках ксилема и флоэма в равном соотн шении, сосуды неширокие. Проводящие пучки с паренхимной и склере

---

[1] В анатомических работах склеренхимная обкладка у проводящих пучков н редко называется эндодермой.

[2] В асимметричном листе главная жилка проходит не по середине его, а н сколько смещена в сторону. Признак этот, как указывается в литературе, у мно видов осок не является постоянным, так же как и число боковых жилок.

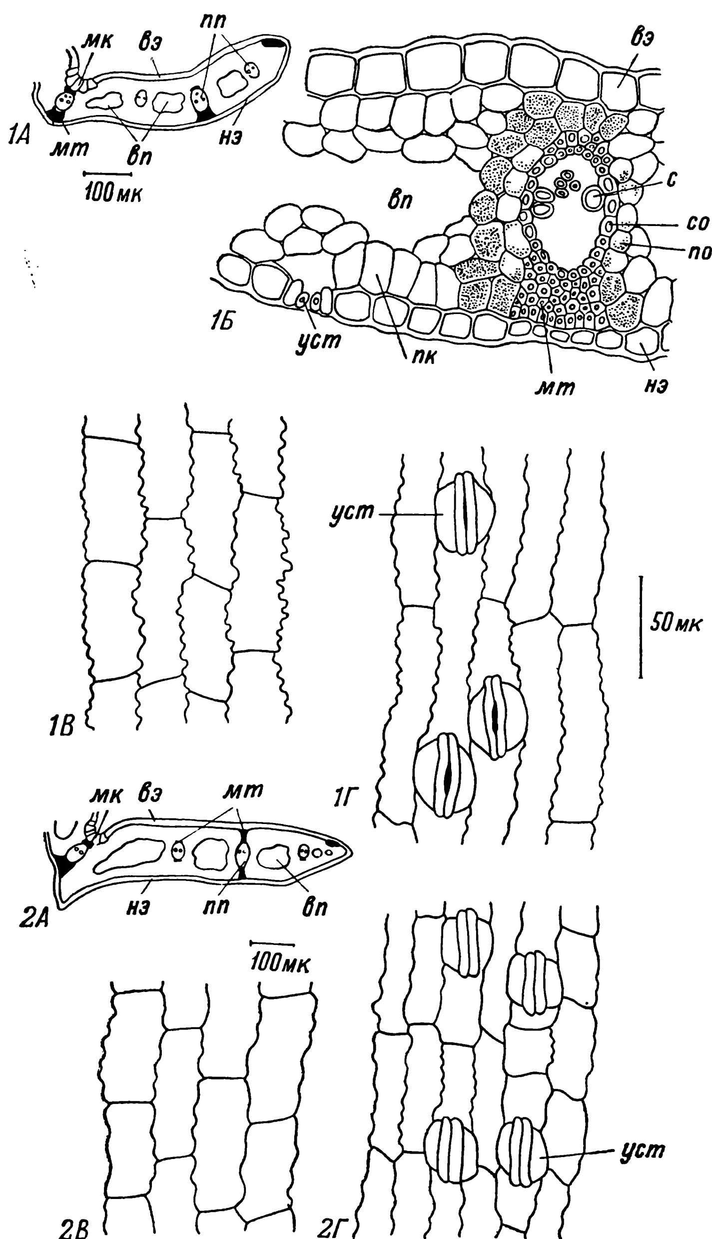


Рис. 1. Строение листа *Carex rupestris* Bell. ex All. (*1*) и *C. misandra* R. Br. (*2*).

Условные обозначения ко всем рисункам: *А* — схема поперечного среза листа; *Б* — анатомическое строение листа в области пучка первого порядка; *В* — верхний эпидермис в плане; *Г* — нижний эпидермис в плане; *вэ* — верхний эпидермис; *вп* — воздухоносная полость; *мт* — механическая ткань; *мк* — моторные клетки; *мэф* — мезофилл; *нэ* — нижний эпидермис; *пк* — палисадные клетки; *по* — паренхимная обкладка пучка; *пп* — проводящий пучок; *с* — сосуды; *со* — склеренхимная обкладка пучка; *сс* — сосочки на эпидермисе; *уст* — устьице.

химной обкладками. Клетки склеренхимной обкладки со значитель утолщенными внутренними стенками.

Боковые стенки эпидермальных клеток слабо извилистые (рис. 2, *В, Г*).

Carex ensifolia (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. ssp. ***arctisibiri*** Jurtz. Типичный тундровый мезофит, распространенный в услови достаточного, но незастойного увлажнения.

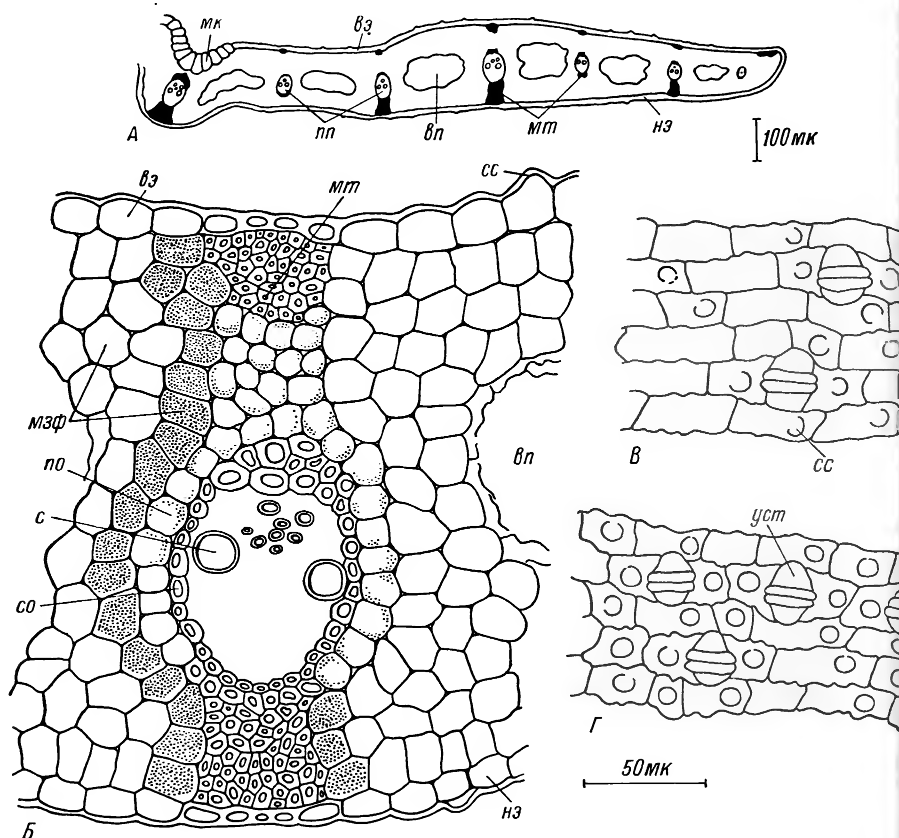


Рис. 2. Строение листа *Carex ensifolia* (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. ssp. *arctisib* Jurtz.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Листовая пластинка плоская, 3—4 мм ширины и 5—7 (10) см дли с относительно небольшими воздухоносными полостями (рис. 2, *А*).

Мезофилл состоит из однородных изодиаметрических плотносомкну клеток, и только под нижним эпидермисом выделяется слой более менее выраженных палисад. Все клетки плотно заполнены хлоропласта Паренхимная обкладка образует продолжение в виде тяжей над кр ными пучками. Клетки склеренхимной обкладки и механической тк толстостенные. В проводящих пучках флоэма и ксилема развиты од ково. В ксилеме преобладают узкие сосуды. Клетки верхнего эпидерм немного крупнее клеток нижнего, наружные стенки и тех и других сильно утолщены и имеют сосочки (рис. 2, *Б*).

Устьица непогруженные и располагаются преимущественно на н ней стороне листа. Боковые стенки эпидермальных клеток слабо из листые. Сосочки в большем количестве находятся на нижнем эпи мисе (рис. 2, *В, Г*).

Carex stans Drej. Арктический гигрофит, произрастает в услов повышенного и застойного увлажнения, в заболоченных и сырых ни ных тундрах.

Листовая пластинка 3.2—5 мм ширины и 7—10 (13) см длины, утолщенная, с большими воздухоносными полостями (рис. 3, *1А*).

Мезофилл состоит из сравнительно крупных плотно сомкнутых клеток изодиаметрической формы, заполненных хлоропластами. Бо́льшая

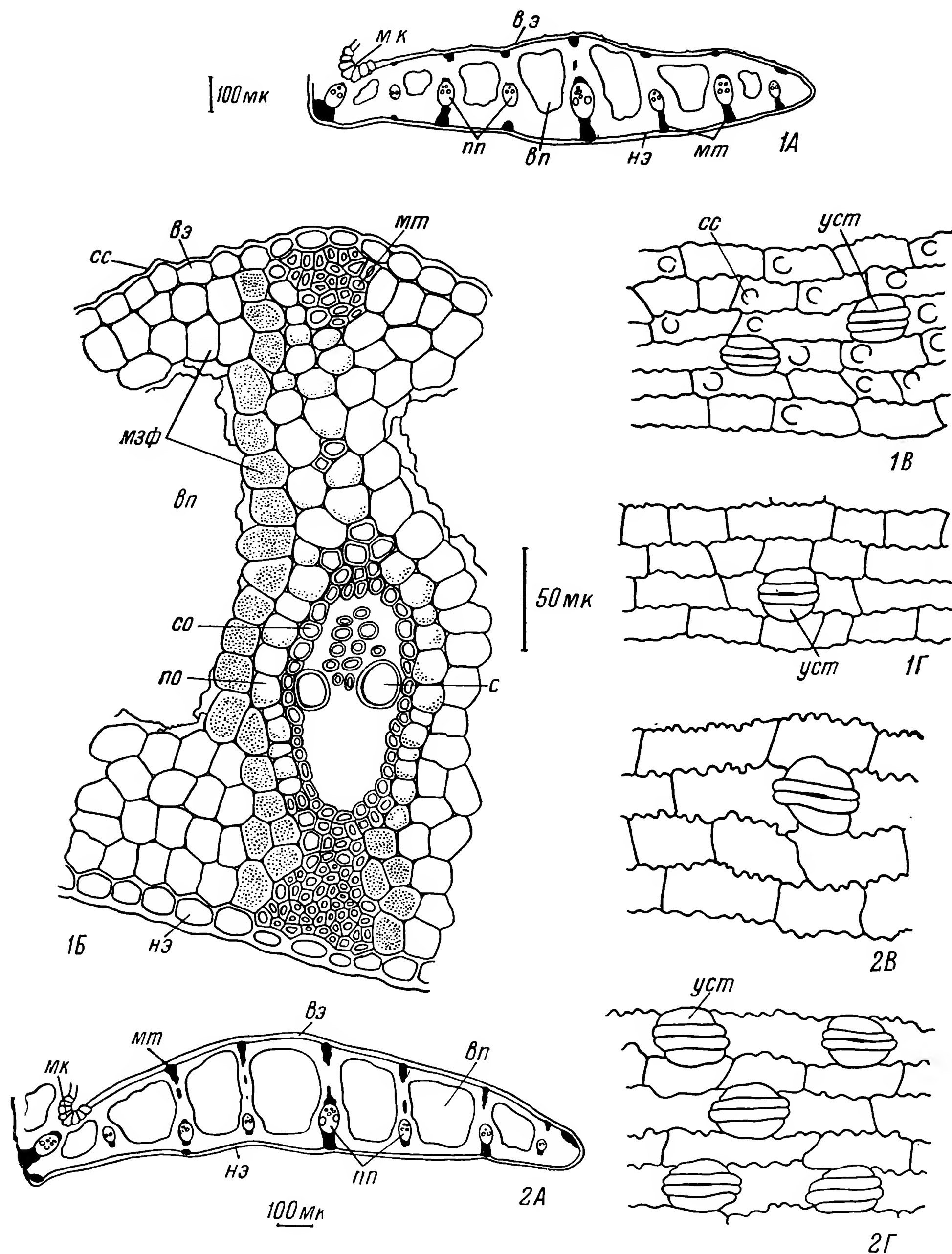


Рис. 3. Строение листа *Carex stans* Drej. (*1*) и *C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela (*2*). Обозначения те же, что на рис. 1.

часть мезофилла расположена с нижней стороны листа. Стенки клеток склеренхимной обкладки равномерно и незначительно утолщены. Паренхимная обкладка продолжается и над пучками к верхнему эпидермису. В проводящих пучках более развита ксилема, которая в основном состоит из водопроводящих элементов. Значительная часть механических волокон тонкостенная. Наружные стенки клеток верхнего эпидермиса по сравне-

нию с клетками нижнего эпидермиса менее утолщены и имеют небол шие сосочки (рис. 3, *1Б*).

Устьица расположены на одном уровне с поверхностью листа, главны образом на верхней стороне. Клетки эпидермисов некрупные, со сла извилистыми боковыми стенками (рис. 3, *1В, Г*).

Carex saxatilis L. ssp. ***laxa*** (Trautv.) Kalela. Гигрофит, обыч сопутствующий *C. stans* в низинных тундрах, где и были взяты образц

Листовая пластинка утолщенная, 4—6 мм ширины и 9—12 с длины. Анатомически лист сходен с листом *C. stans*, отличаясь от после него в основном асимметричностью и более крупными воздухоносны полостями (рис. 3, *2А*).

Мезофилл состоит из плотно сомкнутых тонкостенных изодиаметрич ских клеток. Механическая ткань слабо развита. В проводящих пучк преобладает ксилема, представленная в основном водопроводящими эл ментами. Наружные стенки эпидермисов незначительно утолщены и имеют сосочков. Клетки верхнего эпидермиса крупнее клеток нижне эпидермиса.

Устьица находятся на нижней стороне листа и лишь единично встр чаются на верхней. Боковые стенки клеток эпидермиса глубокоизвилисть (рис. 3, *2В, Г*).

Carex rariflora (Wahlb.) Smith произрастает совместно с *C. sta* в заболоченной низинной тундре.

Листовая пластинка 2—3 мм ширины и 5—8 см длины, коленчат изогнутая, асимметричная с крупными моторными клетками (рис. 4, *А*

C. rariflora отличается от предыдущих видов ксероморфным строени листа, что, по литературным данным (Заленский, 1904 и др.), неред наблюдается у болотных осок вообще.

Воздухоносные полости в листе относительно небольшие. Под верхни эпидермисом располагаются 1—2 слоя палисад, остальные клетки ме филла изодиаметрические. Все клетки мезофилла сравнительно некру ные. Механическая ткань состоит из толстостенных элементов. У клет склеренхимной обкладки значительно утолщены внутренние стенк Клетки верхнего эпидермиса крупные, наружные стенки их слегка в пуклые и заметно утолщенные. Клетки нижнего эпидермиса плоск с менее утолщенными наружными стенками и с длинными сосочка (рис. 4, *Б*).

Устьица, прикрываемые сосочками, находятся только на нижней ст роне листа. Боковые стенки клеток эпидермисов ровные (рис. 4, *В*, *Г*

Следующие три вида осок — арктические галофиты, произрастающ на сырых морских побережьях.

Carex subspathacea Wormsk. ex Hornem. Листовая пластин 1.5—2.5 мм ширины и 3—5 см длины, плоская, со значительными возд хоносными полостями (рис. 5, *1А*).

Весь мезофилл состоит из изодиаметрических, большей частью д вольно крупных и плотно сомкнутых клеток. Содержимое в клетк мезофилла и эпидермисов в виде бесформенных комочков. По стенк воздухоносных полостей местами сохраняются прозрачные крупные тонк стенные клетки. В проводящих пучках ксилема и флоэма развиты один ково, сосуды большей частью неширокие. Механической ткани в лис немного, но клетки ее, как и склеренхимной обкладки пучков, толстосте ные. Продолжение паренхимной обкладки над пучками состоит в осно ном из более крупных клеток. Кроме того, непосредственно под мото ными клетками находятся 1—2 слоя очень больших бесцветных клето Эпидермисы довольно мелкоклеточные. У верхнего эпидермиса клет с несколько утолщенными наружными стенками и небольшими сосочкам Стенки клеток нижнего эпидермиса более утолщены (рис. 5, *1Б*).

Устьица находятся только на верхней стороне листа. Боковые стенк у клеток нижнего эпидермиса сильнее извилисты (рис. 5, *1В, Г*).

Carex glareosa Wahlb. (=*C. marina* Dew.). Листовая пластин 1—2 мм ширины и 2—3 см длины, плоская и относительно утолщенна

воздухоносные полости небольшие, механической ткани очень мало (рис. 5, *2А*).

Мезофилл состоит из сравнительно крупных тонкостенных изодиаметрических клеток, плотно заполненных хлоропластами. Проводящие пучки тонкие, с узкопросветными сосудами и преобладанием флоэмы. Клетки склеренхимной обкладки пучков мелкие, с равномерно и незначительно утолщенными стенками. Механические волокна также тонкостенные. Верхний и нижний эпидермисы листа мелкоклеточные. Наружные стенки их незначительно утолщены, на клетках верхнего эпидермиса имеются сосочки (рис. 5, *2Б*).

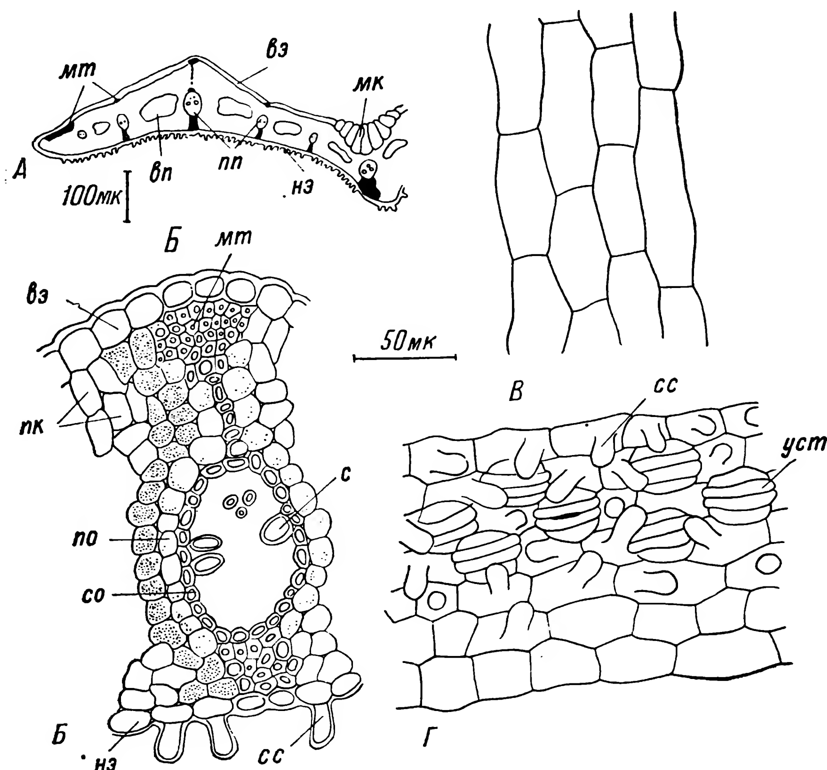


Рис. 4. Строение листа *Carex rariflora* (Wahlb.) Smith.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Устьица непогруженные и находятся на обеих сторонах листа, но в большем количестве на верхней. Боковые стенки клеток эпидермисов слабо волнистые (рис. 5, *2В*, *Г*).

Carex ursina Dew. Листовая пластинка 1.5—2 мм ширины и 2—3 см длины, плоская и относительно утолщенная, асимметричная, со сравнительно большими воздухоносными полостями, очень крупными моторными клетками и почти не развитой механической тканью (рис. 6, *А*).

Мезофилл состоит из крупных, тонкостенных, плотнолежащих изодиаметрических клеток, заполненных хлоропластами. Паренхимная обкладка у пучков отсутствует. Механическая ткань в листе очень слабо развита, толстостенные волокна имеются только под главным проводящим пучком и близ края листа. Склеренхимная обкладка у пучков образована сравнительно крупными клетками с незначительно утолщенными стенками. Проводящие пучки тонкие, с одинаково развитыми флоэмой и ксилемой, водопроводящие элементы в пучках немногочисленные, но сравнительно широкие. Эпидермальные клетки крупные и имеют более утолщенные наружные стенки (рис. 6, *Б*). Устьица и довольно длинные сосочки имеются

на обоих эпидермисах. У клеток верхнего эпидермиса боковые стенки вилистые (рис. 6, *В*, *Г*).

В заключение следует отметить, что листья арктических осок, ра образных в экологическом отношении, объединяются некоторыми общ чертами строения — относительно крупноклетным мезофиллом, сла

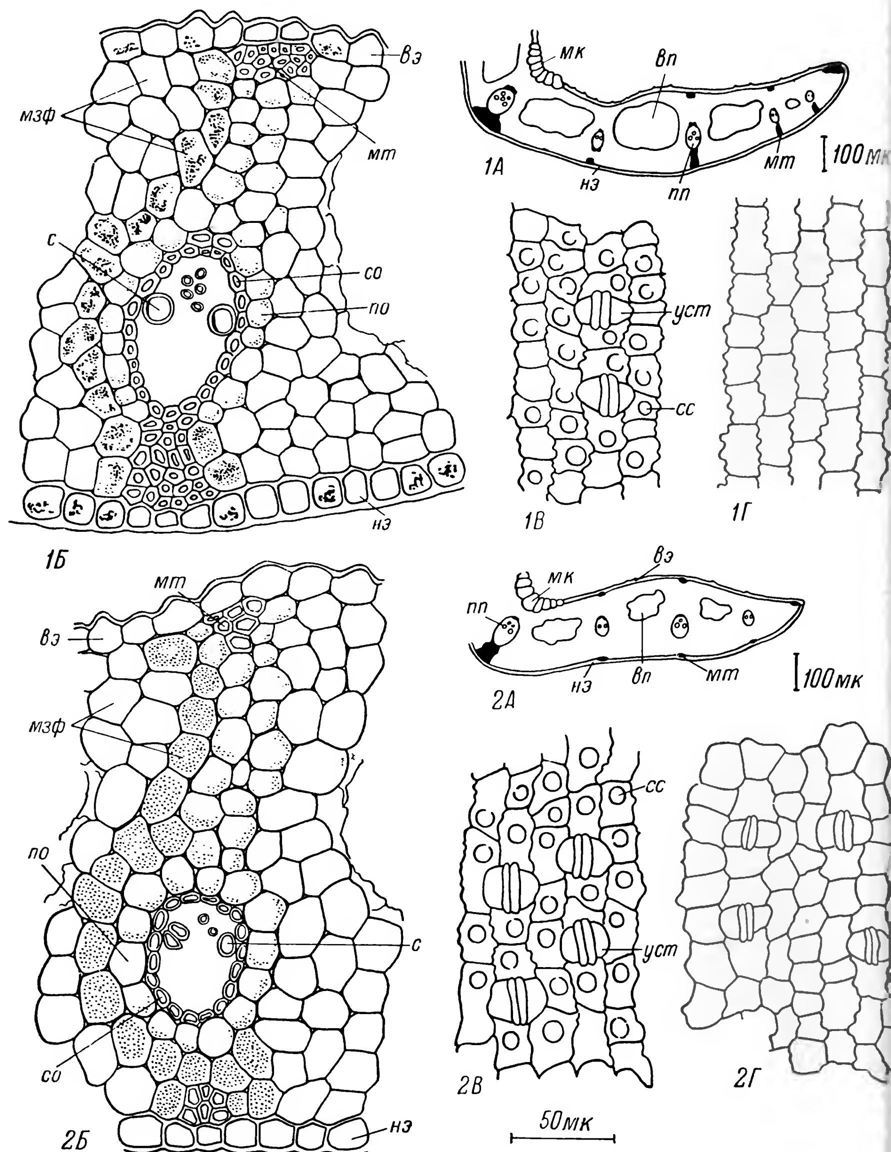


Рис. 5. Строение листа *Carex subspathacea* Wormsk. ex Hornem. (*1*) и *C. gla* Wahlb. (*2*).

Обозначения те же, что на рис. 1.

развитием механической ткани, незначительным утолщением стенок дермиса со слабо выраженной кутикулой и непогруженными устьиц

Ксероморфные признаки в листьях осок сухих местообитаний ту выражены в общем очень слабо сравнительно с листьями осок более ных областей. У осок ксеромезофитов и мезофитов в листьях сочета ксеро- и гигроморфные признаки. В сырых заболоченных тундрах п растают осоки как с типичным гигроморфным строением листа, и с ксероморфным. Не имеют однообразного строения и листья осок, уроченных к сырым и засоленным морским побережьям; у одних

листья мягкие, несколько суккулентного типа, почти лишены механической ткани и со слабо развитой проводящией системой, у других лист жестковатый и отличается гигро-ксероморфным строением.

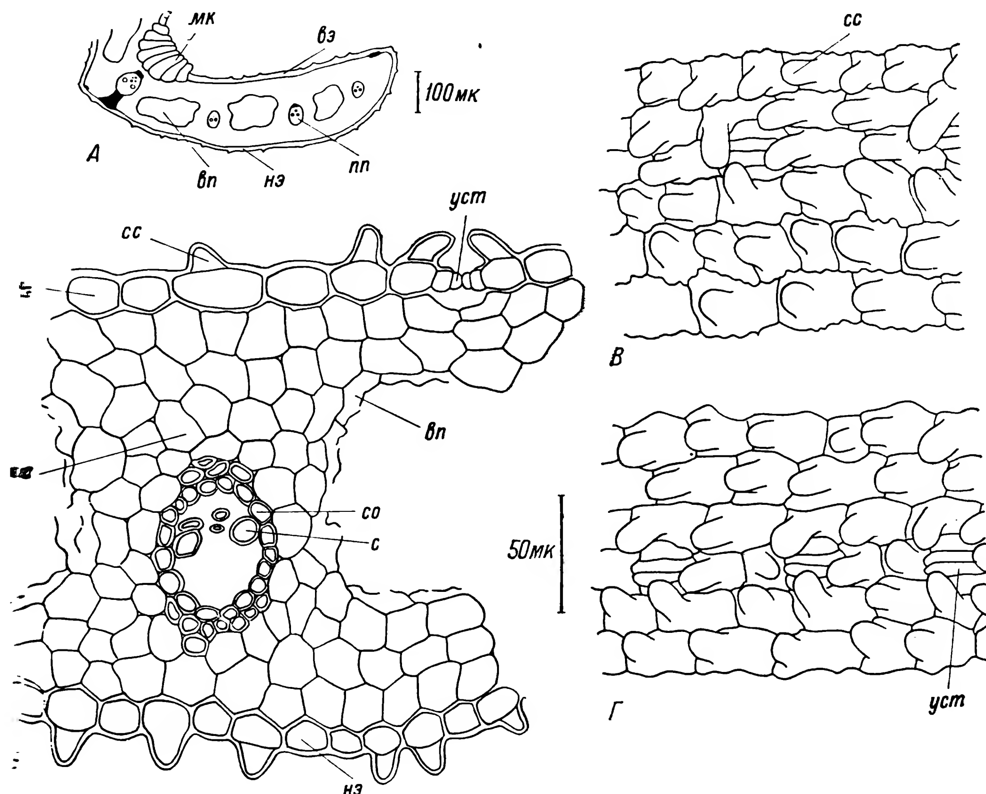


Рис. 6. Строение листа *Carex ursina* Dew.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Выявленные отличительные признаки анатомической структуры листа у отдельных видов осок могут быть использованы в качестве дополнительных диагностических признаков при их определении в вегетативном состоянии.

ЛИТЕРАТУРА

Вихирева-Василькова В. В. (1966). Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Егорова Т. В. (1966). Род *Carex*. В кн.: Арктическая флора СССР, 3. — Заленский В. (1904). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. — Радкевич О. Н. (1934). Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Кара-Кумы. В сб.: Хозяйств. освоение пустынь Ср. Азии и Казахстана. — Тихомиров Б. А., В. В. Петровский, Б. А. Юрцев. (1966). Флора окрестностей бухты Тикси. В кн.: Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. — Шенников А. П. (1926). Сведения о водной осоке (*Carex aquatilis* Wahlb.) и об ее местообитаниях в районе Вологодской сель.-хоз. опытной станции. Матер. Вологодск. обл. с.-х. опытн. ст., 2. — Янишевский Д. Е. (1937). К характеристике осок засушливых областей Союза ССР. Сов. бот., 4. — Akiyama S. (1933—1935; 1938). On the systematic anatomy of the leaves of some Japanese Carices. Bot. Mag., 47—49, 52. — Duval-Jouve M. J. (1873). Sur une forme de cellules épidermiques qui paraissent propres aux *Cypéraceae*. Bull. Soc. Bot. France, 20. — Jalas J. a. U. Hirvelä. (1964). Notes on the taxonomy and leaf anatomy of *Carex elata* All., *C. omskiana* Meinsh. and *C.*×*turfosa* Fr. Ann. Bot. Fennici, I. — Mazel A. (1891). Etudes d'anatomie comparée sur les organes de végétation dans le genre *Carex*. — Nilsson H. (1900). Nagra anmärkningar beträffande bladstrukturen hos *Carex*-arterna. Bot. Notis. — Spinner H. (1903). L'anatomie foliaire des *Carex* Suisses.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 III 1970).

УДК 581.33 : 582.

Г. И. Савина

ПРОЦЕСС ОПЛОДОТВОРЕНИЯ У *OPHRYS INSECTIFERA*

С 3 таблицами рисунков

G. I. SAVINA. THE PROCESS OF FERTILIZATION IN *OPHRYS INSECTIFERA* L

У *Ophrys insectifera* двойное оплодотворение осуществляется нерегул В ходе оплодотворения наблюдаются нарушения; они выражаются в том, что рой спермий в большинстве случаев участия в оплодотворении не принимает не попадает в центральную клетку, а остается в разрушенной синергиде. Об вания первичного ядра и ядер эндосперма, как правило, не происходит. А литературных данных подтверждает точку зрения Свами (Swamy, 1949) о том образование эндосперма у орхидных происходит в менее специализиров группах этого семейства.

Семейство орхидных является интересным и ценным объектом эмбриологического изучения, так как наряду с явлениями редукции в цессах эмбриологического развития его представителей, в пределах мейства у разных видов (по литературным данным) обнаружено раз ное протекание процесса оплодотворения. Все различия можно св к следующим случаям.

I. Двойное оплодотворение осуществляется нормально; в резуль деления первичного ядра эндосперма образуется несколько ядер имеет место лишь у немногих представителей семейства).

II. Двойное оплодотворение нарушается, при этом отмечены сле щие отклонения от нормы: а) спермий объединяется с ядрами центр ной клетки, но первичное ядро эндосперма дегенерирует, не дел б) спермий вступает в контакт с ядрами центральной клетки, но объединяется с ними, и вся группа ядер разрушается; в) спермий входит в центральную клетку, оставаясь в верхней части зародыше мешка.

Причины столь различного протекания процесса оплодотворения в делах одного семейства до сих пор остаются невыясненными, и лишь д нейшее углубленное изучение и тщательный анализ этого проце у орхидных позволят вскрыть причины вышеуказанных различ Однако до сих пор орхидные мало изучены эмбриологически, а им щиеся в литературе сведения часто противоречивы.

Настоящая работа является продолжением нашего эмбриологическ исследования *Ophrys insectifera*.

Зрелый зародышевый мешок *O. insectifera* состоит из яйцевого ап рата (яйцеклетка и две синергиды) и центральной клетки, которая мо содержать различное число ядер. В большинстве случаев в централь клетке зародышевого мешка имеются три ядра: верхнее полярное и халазальных, последние обычно (но не всегда — табл. I, *6*) при жаются к полярному ядру и вступают с ним в контакт (табл. I, *2*). Р в центральной клетке содержатся два ядра: полярное и крупное ха зальное, по-видимому, являющееся продуктом слияния двух ядер. ядра также обычно вступают в контакт друг с другом (табл. II, *1*). И конец, лишь в редких случаях в центральной клетке зрелого зароды вого мешка содержатся четыре ядра (табл. III, *1*), это является сле вием того, что иногда одно из халазальных ядер развивающег зародышевого мешка (как было установлено ранее (Савина, 1972)) лится, тогда как другое к митозу не приступает.

Деление спермиогенной клетки и образование спермиев у *O. inse fera*, как и у других орхидных, происходит в пыльцевой трубке. Сфор рованные спермии представляют собой клетки с ядрами, дающими тенсивную реакцию Фёльгена; в ядре заметно небольшое ядрышко. С мии содержат небольшое количество цитоплазмы, которая тонким сл

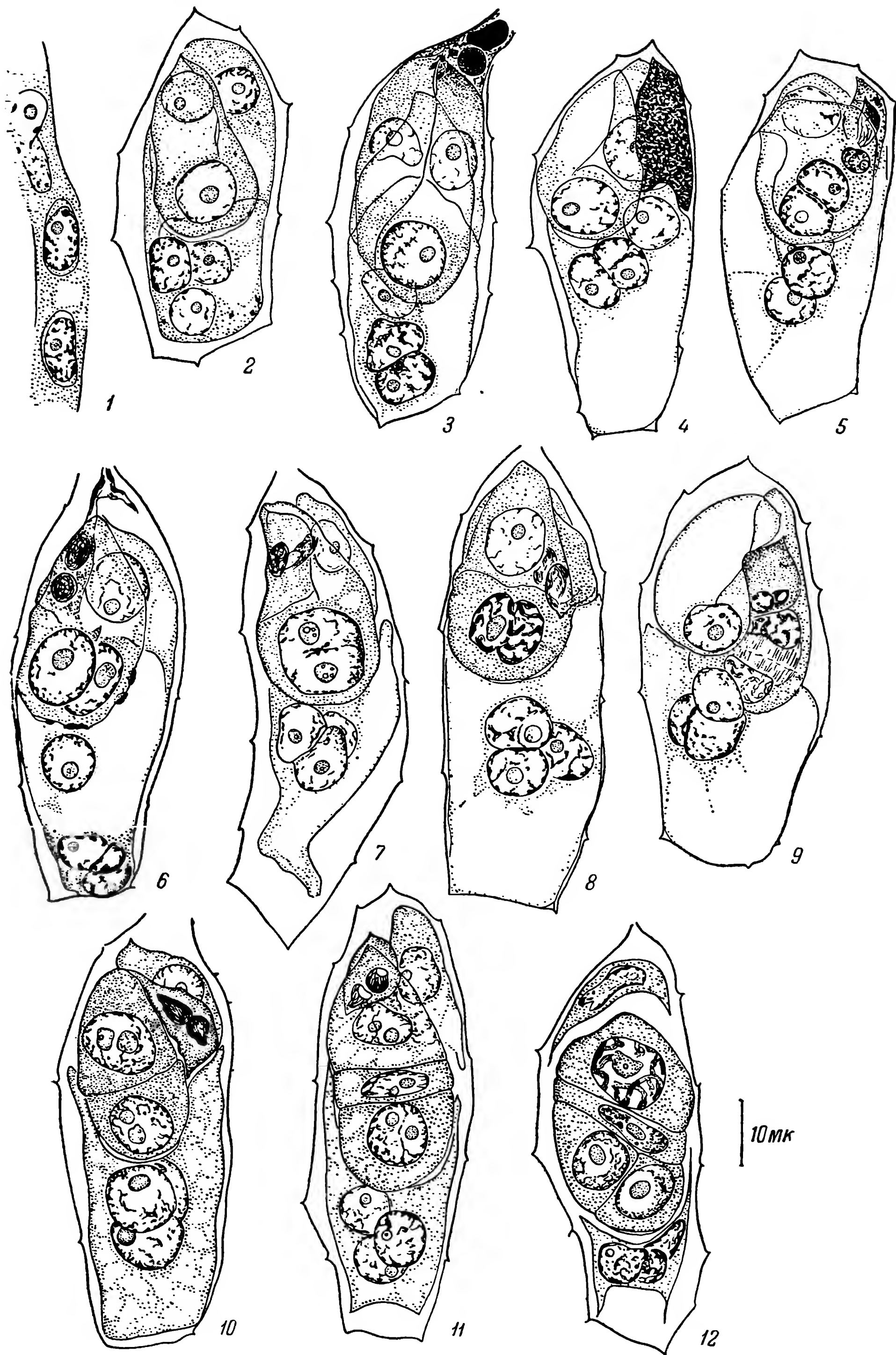


Таблица I

Оплодотворение зародышевого мешка, в центральной клетке которого имеются три ядра.

1 — пыльцевая трубка с двумя спермиями и вегетативным ядром; *2* — зрелый неоплодотворенный зародышевый мешок, состоящий из двух синергид, яйцеклетки и центральной клетки с тремя ядрами: верхним полярным и двумя халазальными; *3* — зрелый неоплодотворенный зародышевый мешок, в его верхней части виден конец пыльцевой трубки; *4* — зародышевый мешок, в который вошла пыльцевая трубка; *5* — оплодотворенный зародышевый мешок: контакт спермия с ядром яйцеклетки, рядом с зиготой видны целая и разрушенная синергиды; в центральной клетке группа из трех, соприкасающихся между собой ядер: верхнего полярного и двух халазальных; *6* — оплодотворенный зародышевый мешок: контакт спермия с ядром яйцеклетки, видны целая и разрушенная синергиды; в центральной клетке верхнее полярное ядро лежит отдельно от двух халазальных ядер; *7*, *8* — объединение половых ядер в зиготе, рядом — целая и разрушенная синергиды, в центральной клетке три ядра; *9* — деление зиготы, в центральной клетке три ядра; *10*, *11* — начальные этапы эмбриогенеза: двух- и трехклеточные зародыши; у базальной части зародыша целая и разрушенная синергиды, близ его апикального конца три ядра; *12* — четырехклеточный зародыш, у базальной части его видна синергида, не разрушенная пыльцевой трубкой, с деформированным ядром; три ядра близ апикальной части зародыша имеют признаки начала дегенерации: уменьшение объема, усиление хроматизации, деформация.

располагается вокруг ядра и хорошо заметна у концов клетки; сифоногенное ядро дает значительно менее интенсивную реакцию Фёльгена (табл. I, *1*).

Начальные этапы оплодотворения у этого вида протекают так же, как у большинства покрытосеменных растений. Пыльцевая трубка, проникая в зародышевый мешок, разрушает одну из синергид, изливая в нее свое содержимое. Пребывание спермиев в разрушенной синергиде, по-видимому, является чрезвычайно кратковременным, ибо, несмотря на большое число исследованных семяпочек, нам удалось обнаружить лишь одну такую картину (табл. II, *2*). В разрушенной синергиде, в которую только что вошла пыльцевая трубка, отчетливо видны три тела: одно из них, по-видимому, разрушенное ядро синергиды, а два других — спермии (сифоногенное ядро отсутствует). Далее один из спермиев проникает в яйцеклетку и входит в контакт с ее ядром (табл. I, *5*, *6*; табл. II, *3*). Объединение половых ядер по своему характеру приближается к постмитотическому типу (табл. I, *7, 8*; табл. II, *4, 5а*; табл. III, *4, 5*). В ряде случаев можно наблюдать две отчетливые группы хромосом, принадлежащие объединяющимся ядрам спермия и яйцеклетки (табл. I, *8*).

Во время вхождения в зародышевый мешок пыльцевой трубки, объединения спермия с ядром яйцеклетки и начальных этапов эмбриогенеза вблизи зиготы и развивающегося зародыша чаще всего наблюдается группа из трех (табл. I, *3—12*), реже из двух (табл. II, *2—8*) и, наконец, совсем редко, из четырех ядер (табл. III, *2, 3*). Такие вариации в числе ядер, как уже упоминалось выше, наблюдаются и в зрелом неоплодотворенном зародышевом мешке.

Одно и то же количество этих ядер, а также сходство в их структуре, расположении и размерах (сравните табл. I, *2* и *3—12*; табл. II, *1* и *2—8*; табл. III, *1* и *2, 3*) в неоплодотворенных и оплодотворенных зародышевых мешках позволяет предположить, что у *O. insectifera* второй спермий обычно не участвует в оплодотворении; таким образом, из двух тел наблюдаемых в разрушенной синергиде после вхождения в нее пыльцевой трубки, одно является дегенерирующим ядром синергиды, а другое, по-видимому, — разрушающимся ядром второго спермия.

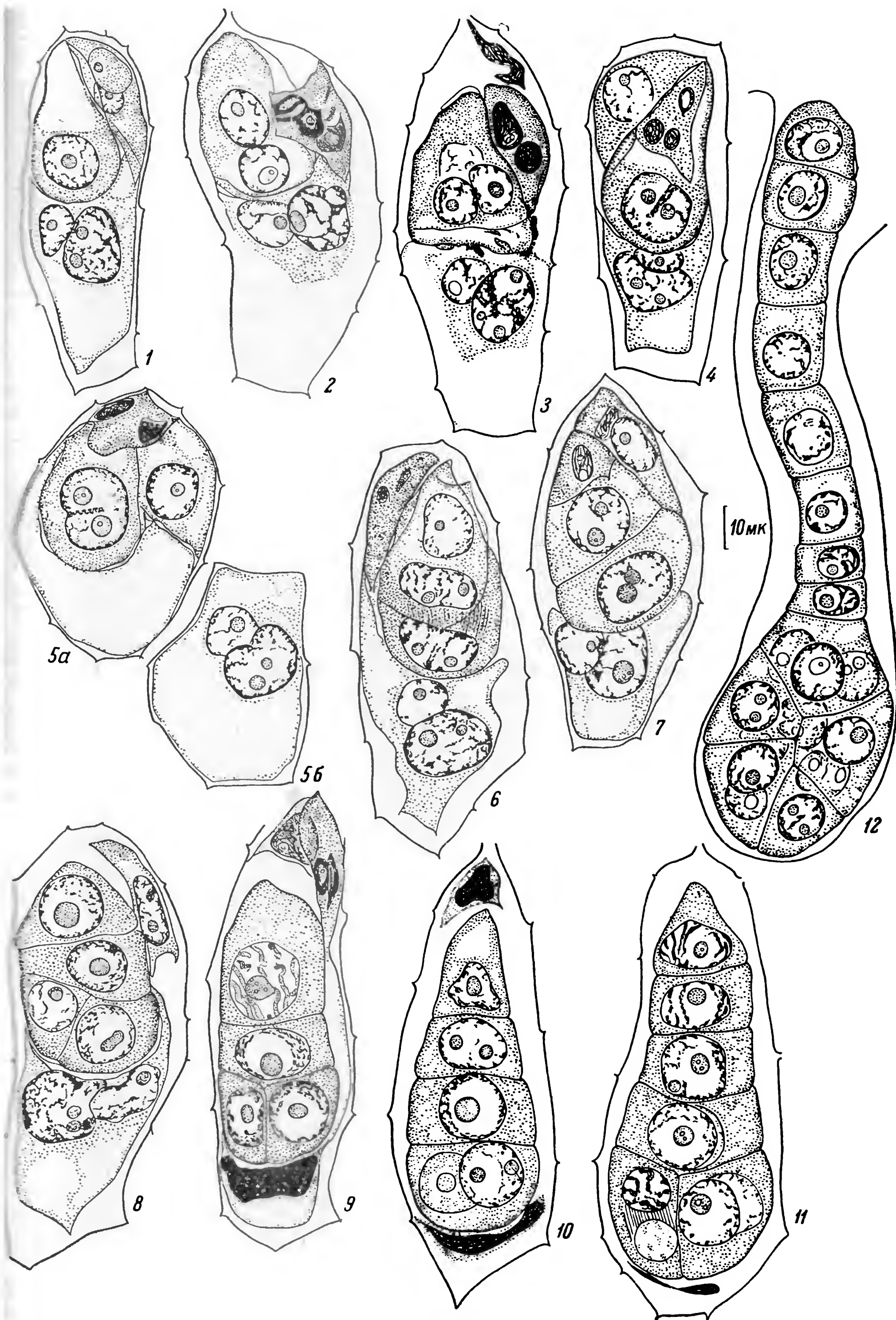
Следует отметить, что в некоторых случаях двойное оплодотворение у исследованного вида все же осуществляется, однако такие случаи чрезвычайно редки; нам встретились лишь две семяпочки, в которых, как можно полагать, двойное оплодотворение произошло (табл. III, *4, 5*). В одном из этих случаев (табл. III, *4*) в разрушенной синергиде содержится лишь одно дегенерирующее тело, которое является ядром синергиды, в другом (табл. III, *5*) — в разрушенной синергиде видны два тела, одно из них — дегенерирующее ядро синергиды, другое, по-видимому, — сифоногенное ядро. У орхидных известны случаи, когда последнее ядро нерегулярно входит в зародышевый мешок (Maheshwari a. Narayanas-

---

Таблица II

Оплодотворение зародышевого мешка, в центральной клетке которого имеются два ядра, и развитие зародыша до формирования подвеска.

1 — зрелый зародышевый мешок, состоящий из яйцеклетки, двух синергид и центральной клетки с двумя ядрами: верхним полярным и крупным ядром — продуктом слияния двух халазальных ядер; *2* — зародышевый мешок, в который вошла пыльцевая трубка: в верхней части зародышевого мешка видны яйцеклетка, целая и разрушенная синергиды, последняя содержит два спермия и дегенерирующее ядро синергиды; в центральной клетке два ядра: верхнее полярное и крупное ядро — продукт слияния халазальных ядер; *3* — оплодотворенный зародышевый мешок; контакт спермия с ядром яйцеклетки, видны целая и разрушенная синергиды; в центральной клетке два ядра: верхнее полярное и халазальное; *4* — оплодотворенный зародышевый мешок: слияние ядер спермия и яйцеклетки, возле зиготы целая и разрушенная синергиды, в центральной клетке верхнее полярное и крупное халазальное ядра; *5а, 5б* — последовательные поперечные срезы оплодотворенного зародышевого мешка: *5а* — объединение спермия с ядром яйцеклетки, видны целая и разрушенная синергиды, *5б* — центральная клетка с двумя ядрами; *6* — телофаза зиготы, в центральной клетке два ядра; *7, 8* — начальные этапы эмбриогенеза: двух- и четырехклеточные зародыши у базальной части последнего видно деформирующееся ядро синергиды, в которую не вошла пыльцевая трубка, близ апикального конца зародыша — два сильно хроматизованных деформированных ядра; *9* — четырехклеточный зародыш; видны разрушенная синергида и синергида, в которую не вошла пыльцевая трубка; близ апикального конца зародыша дегенерирующее ядро; *10—12* — последовательные этапы развития зародыша, дальнейшая деформация и уменьшение объема пикнотического ядра, находящегося близ апикальной части зародыша.


1
2
3
4
5а
5б
6
7
10мк
12
8
9
10
11

wamy, 1952). В исследованном материале иногда встречались зародышевые мешки, в разрушенной синергиде которых содержались три дегенрирующих тела (табл. II, *4*); можно полагать, что одно из них является разрушенным ядром синергиды, а два других — дегенерирующими ядрами спермия и пыльцевой трубки. В тех редких случаях, когда после оплодотворения близ апикального конца развивающегося зародыша видны четыре ядра, возможны следующие предположения: 1) второй спермий не вступает в контакт с ядрами центральной клетки (если в центрально клетке зрелого зародышевого мешка до оплодотворения было четыре ядра); 2) второй спермий вступает в контакт с ядрами центрально клетки (если в центральной клетке до оплодотворения зародышевого мешка было три ядра). Деления первичного ядра эндосперма в исследованном материале не наблюдалось.

После некоторого периода покоя зигота делится в поперечном напралении (табл. I, *9*; табл. II, *6*), образуя двухклеточный зароды (табл. I, *10*; табл. II, *7*). Второе деление в базальной клетке зароды происходит в том же плане, в результате чего возникает трехклеточны зародыш (табл. I, *11*). До этого момента ядра, находящиеся близ апикалного конца развивающегося зародыша, в большинстве случаев имею округлую форму, четко выраженные ядрышки, и лишь в отдельных случаях наблюдается начало их дегенерации, что выражается в уменьшен объема, усилении хроматизации, деформации. Апикальная клетка трехклеточного зародыша делится далее продольной стенкой, и образуется четырехклеточный зародыш (табл. I, *12*; табл. II, *8, 9*). В это время уж в значительном числе семяпочек ядра, находящиеся возле апикально конца зародыша, проявляют признаки дегенерации (сравните табл. I, *1* и *12*; табл. II, *7* и *8*), в некоторых случаях дегенерация выражена в очен сильной степени: ядра сливаются, образуя одно пикнотическое те (табл. II, *9*). В дальнейшем оно приобретает подковообразную форм, объем его уменьшается и на более поздних этапах развития, когда зародыш уже имеет большой подвесок, достигающий краев наружного интегумента, это тело исчезает (табл. II, *10—12*).

Приблизительно в то время, когда зародыш достигает четырехклеточного состояния, наблюдается начало дегенерации синергиды, в котору не вошла пыльцевая трубка. В семяпочках, содержащих многоклеточны зародыш, она уже не обнаруживается.

O. insectifera является чрезвычайно удобным объектом для эмбриологического исследования, так как на одном и том же препарате можно наблюдать целую серию различных картин: от зрелого неоплодотворенно зародышевого мешка до двух-трехклеточного зародыша, от трехклеточно до восьми-девятиклеточного, от девятиклеточного до многоклеточного зародыша. Большое число семяпочек в завязи и наличие на одном препарате различных эмбриологических картин позволили нам детально исследовать процессы оплодотворения и эмбриогенеза у *O. insectifera*.

Следует отметить, что в изученном материале (было исследовано око 3000 семяпочек) после оплодотворения не было обнаружено ни одно случая деления ядер, находящихся близ апикального конца развивающегося зародыша. Таким образом, даже в том случае, когда спермий вступает в контакт и объединяется с ядрами центральной клетки, делени первичного ядра эндосперма у этого вида не происходит.

Итак, у *O. insectifera* первичное ядро эндосперма, как правило, не образуется, если же оно и возникает, то деление его не происходит и эндосперм как таковой отсутствует.

Аналогичные данные относительно образования эндосперма у друго представителя рода *Ophrys* — *O. myodes* были получены М. В. Сеняниновой (1924). Однако в отличие от исследованного нами вида у *O. myode* второй спермий всегда входит в контакт с ядрами центральной клетк, хотя, согласно наблюдениям автора, не объединяется с ними.

Обратимся к анализу развития эндосперма у орхидных. Известно, чт в этом семействе развитие эндосперма в сильной степени подавлено,

лишь у немногих из исследованных видов первичное ядро эндосперма делится, давая начало нескольким ядрам.

В результате анализа данных, полученных при изучении эмбриологии 28 видов из 9 триб орхидных, и литературных сведений Свами (1949)

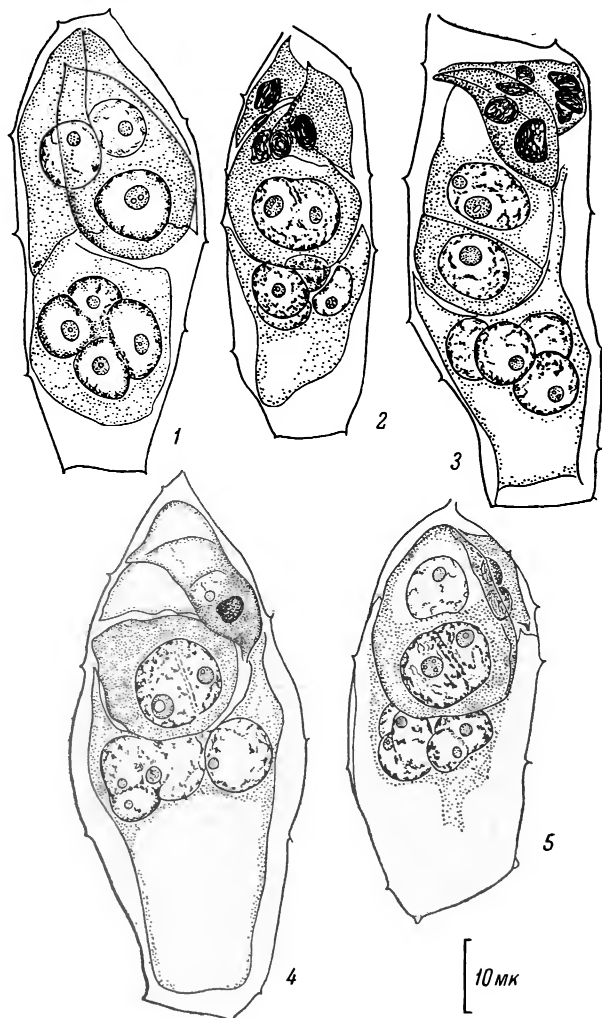


Таблица III

Оплодотворение зародышевого мешка, в центральной клетке которого имеются четыре ядра, и случаи двойного оплодотворения.

1 — зрелый зародышевый мешок, состоящий из яйцеклетки, двух синергид и центральной клетки с четырьмя ядрами; *2* — оплодотворенный зародышевый мешок, слияние спермия с ядром яйцеклетки, обе синергиды разрушены, в центральной клетке — четыре ядра; *3* — двухклеточный зародыш, обе синергиды разрушены, в центральной клетке — четыре ядра; *4* — оплодотворенный зародышевый мешок, объединение спермия с ядром яйцеклетки; видны целая и разрушенная синергиды, в последней видно ее дегенерирующее ядро; в центральной клетке два ядра, второй спермий объединяется с крупным ядром; верхнее полярное ядро (*справа*) находится в контакте с последним; *5* — оплодотворенный зародышевый мешок; объединение спермия с ядром яйцеклетки, видны целая и разрушенная синергиды; в центральной клетке два ядра, содержащие по два ядрышка, с одним из этих ядер, вероятно, объединился спермий.

пришел к выводу, что эндосперм в этом семействе образуется только у определенных родов, принадлежащих к менее специализированным трибам *Cypripedilinae* и *Neottiinae*, тогда как у высокоспециализированных представителей этого семейства развития эндосперма не происходит.

Автор делает заключение, что потеря эндосперма, по-видимому, является прогрессивной тенденцией в эволюции орхидных.

Вместе с тем в настоящее время существует и другая точка зрения по этому вопросу. Э. С. Терехин и О. П. Камелина (1969) отрицают существование тенденции к полной утрате эндосперма в этом семействе и полагают, что как бы ни был редуцирован эндосперм у тех или иных представителей орхидных, его развитие должно быть достаточным для обеспечения питанием зародыша в течение всего периода его внутрисеменного развития. Авторы утверждают также, что «эволюционная редуцированность эндосперма у орхидных вовсе не означает его дегенеративности» (Терехин и Камелина, 1969 : 663). В их работе (в таблице на стр. 663) приведены литературные данные о наличии эндосперма у различных видов орхидных в таком виде, что у читателя может возникнуть представление об ошибочности точки зрения Свами (о том, что развитие эндосперма у орхидных происходит только в менее специализированных группах семейства).

Проанализируем литературные сведения о развитии эндосперма в семействе орхидных. Данные по этому вопросу объединены нами в таблицах 1, 2, 3.[1]

ТАБЛИЦА 1

Виды *Orchidaceae*, у которых выявлено образование эндосперма

Подсемейство	Триба	Вид	Число ядер	Авторы
Diandrae	*Cypripedilinae*	*Cypripedium* **spectabile**	4	Pace, 1907
		C. parviflorum	4	» »
		C. gutattum	4	» »
		C. calceolus	2—4	Савина, 1964
		Paphiopedilum **insigne**	2	Afzelius, 1916
Monandrae	*Neottiinae*	*Vanilla planifolia*	10	Swamy, 1947
		Epipactis latifolia	2—6	Hagerup, 1945
		E. atrorubens	4	Савина, 1968
		Neottia **nidus-avis**	4	Терехин и Камелина, 1969
		Cephalanthera **longifolia**	Несколько ядер	Hagerup, 1947
	Sobraliinae	*Blettilla striata*	4—8	Tohda, 1968
	Ophrydinae	*Chamaeorchis* **alpina**	2[2]	Afzelius, 1916
		Orchis maculata	2[2]	Савина, 1965

Как видно из табл. 1, образование нескольких ядер эндосперма имеет место главным образом в менее специализированных трибах *Cypripedilinae* и *Neottiinae* и лишь в редких случаях наблюдается в более специализированных группах.

Образование первичного ядра эндосперма без дальнейшего его деления наблюдается главным образом у представителей более специализированных групп орхидных, хотя и встречается у некоторых видов *Neottiinae* (табл. 2). У значительного числа видов, указанных в табл. 2, первичное ядро эндосперма, согласно литературным данным, начинает дегенерировать очень рано: разрушение его может начинаться сразу после оплодотворения (Strasburger, 1900; Cocucci, 1964), или после первого деления зиготы (Afzelius, 1916; Brown a. Sharp, 1911, и др.), либо во время начальных этапов эмбриогенеза (Brown, 1909).

---

[1] В таблицах объединены сведения о развитии эндосперма в семействе орхидных, содержащиеся в работе Свами (1949), и данные более поздних исследований. Названия систематических групп даны согласно системе Пфитцера (Pfitzer, 1889).

[2] Образование ядер эндосперма наблюдается как исключение.

ТАБЛИЦА 2

Виды, у которых первичное ядро эндосперма образуется, но не делится и дегенерирует

Подсемейство	Триба	Вид	Автор
Monandrae	*Neottiinae*	*Epipactis pubescens*	Brown a. Sharp, 1911
		Goodyera repens	Afzelius, 1916
		Spiranthes cernua	Leavitt, 1901
	Laeliinae	*Epidendrum variegatum*	Brown a. Sharp, 1911
		E. prismatocarpum	Swamy, 1948
	Ophrydinae	*Himantoglossum hircinum*	Strasburger, 1900
		Orchis latifolia	» »
		O. militaris	Савина,1965
		O. incarnata	» »
		Aa achalensis	Cocucci, 1964
		Habenaria ciliaris	Brown, 1909
		H. integra	» »
		Orchis morio	Afzelius, 1916
	Cymbidiinae	*Cymbidium bicolor*	Swamy, 1942
	Dendrobiinae	*Dendrobium nobile*	Поддубная-Арнольди, 1964
		Phalaenopsis shilleriana	Размоглов, 1958

Нерегулярное слияние спермия с ядрами центральной клетки или отсутствие такого слияния, ведущее к тому, что эндосперм вообще не образуется, имеет место в большинстве случаев также у видов, принадлежащих к более специализированным трибам (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Виды, у которых первичное ядро эндосперма не образуется или образуется нерегулярно. Второй спермий не объединяется (—) или объединяется (— +) нерегулярно с женскими ядрами

Подсемейство	Триба	Вид	Автор
Monandrae	*Neottiinae*	*Listera ovata* (—)	Tushnjakova, 1929
		Spiranthes australis (— +)	Maheshwari a. Narayanaswamy, 1952
		Hetaeria nitida (—)	Olsson, 1967
	Ophrydinae	*Himantoglossum hircina* (—)	Heusser, 1915
		Herminium monorchis (— +)	Баранов, 1924
		Ophrys myodes (—)	Сенянинова, 1924
		Nigritella nigra (—)	Afzelius, 1928
		Platanthera chlorantha (—)	Hagerup, 1947
		Ophrys insectifera (— +)	Савина, 1972
	Phajinae	*Phajus blumei* (—)	Навашин, 1900
		P. speciosa (—)	» »
		Calanthe veitchii (—)	Поддубная-Арнольди, 1964
	Thuinia	*Arundia speciosa* (—)	Навашин, 1900
	Sarcanthinae	*Trichosma suavis* (—)	Баранов, 1917
		Saccolabium ampullaceum (—)	» »
		Cremastra appendiculata (—)	Abe, 1968

Таким образом, анализ литературных данных подтверждает точку зрения Свами о том, что в семействе орхидных существует тенденция к утрате эндосперма: у более высокоспециализированных видов этого семейства может даже полностью выпадать второе звено двойного оплодотворения, так как второй спермий не объединяется с ядрами центральной клетки зародышевого мешка, а у некоторых видов (Heusser, 1915; Hagerup, 1947; наши данные) он даже не входит с ними в контакт.

Литературные сведения, которые приведены в таблице на стр. 663 в статье Терехина и Камелиной (1969), не могут служит основанием для опровержения точки зрения Свами, так как в этой таблице неверно излагаются данные ряда авторов (Sharp, 1912; Afzelius, 1916, 1928; Баранов, 1917; Сенянинова, 1924; Maheshwari a. Narayanaswamy, 1952). Вопреки сведениям, представленным в таблице, все эти авторы считают, что эндосперм у исследованных ими видов не образуется.

Большое внимание проблеме развития эндосперма у орхидных уделено в работе Н. В. Цингер и др. (1964). Применив гистохимическую методику, авторы исследовали эмбриологическое развитие трех, различных по эволюционному положению видов орхидных: *Cypripedium insigne* (наиболее примитивный вид), *Dendrobium nobile* (промежуточный по своему положению) и *Calanthe veitchii* (эволюционно более продвинутый вид). У исследованных видов выявлена тенденция к морфо-физиологической редукции эндосперма: ядра эндосперма, которые образуются у *C. insigne*, дают такие же четкие гистохимические реакции на белки, аскорбиновую кислоту и окислительные ферменты, как и эндосперм других покрытосемянных; у *D. nobile* первичное ядро эндосперма содержит только следы этих веществ и неспособно к делению; у *C. veitchii* оно совсем не образуется. Авторы отмечают, что в процессе эволюции орхидных произошла полная редукция эндосперма.

Таким образом, вышеуказанные данные свидетельствуют об утрате первичным ядром эндосперма орхидных (в том случае, когда оно не делится) активного функционального состояния, что, по-видимому, и приводит к раннему его разрушению.

Вправе ли мы говорить о дегенерации эндосперма орхидных в онтогенезе? Как известно, морфологически дегенерация ядер проявляется в изменении их структуры (наступлении пикноза), формы, уменьшении объема. Эти признаки, как указывалось выше, согласно наблюдениям ряда авторов, выявляются в первичном ядре эндосперма вскоре после его образования. Лишь у немногих представителей семейства (*Gastrodia elata* — Kusano, 1915; *Neottia nidus-avis* — Модилевский, 1918; Терехин и Камелина, 1969; *Blettilla striata*, — Tohda, 1968) отмечено более или менее длительное существование первичного ядра или ядер эндосперма в активном состоянии и позднее наступление их дегенерации.

Как было указано выше, использование гистохимической методики позволило выявить подавление физиологической активности первичного ядра эндосперма у некоторых орхидных. Все это свидетельствует о том, что наряду с эволюционной редукцией эндосперма у орхидных существует тенденция к дегенерации эндосперма в онтогенезе, к утрате его как функционально активной ткани.

То, что первичное ядро или ядра эндосперма имеют трофическое значение и используются развивающимся зародышем орхидных, никем из исследователей, занимавшихся изучением этого семейства, не оспаривается. Ряд авторов (Hagerup, 1947; Tohda, 1968) прямо указывает, что дегенерирующие ядра эндосперма быстро абсорбируются растущим зародышем орхидных. Однако далеко не ясно, насколько важен для развивающегося зародыша именно этот источник питания, является ли он вполне достаточным для обеспечения зародыша питанием в течение всего периода его внутрисеменного развития?

В работе Цингер и др. (1964) отмечено, что имеющийся у большого числа орхидных подвесок в значительной степени компенсирует отсутствие в этом семействе развитого эндосперма. Эта точка зрения подтверждается наличием коррелятивной связи между степенью развития эндосперма у орхидных и наличием или отсутствием у них суспензора: у тех видов, у которых первичное ядро эндосперма делится и образует несколько ядер эндосперма, подвесок или совсем отсутствует, или развивается в небольшой степени. Поскольку у этих видов, как уже говорилось выше, эндосперм находится какое-то время в активном функциональном состоянии, способствуя притоку питательных веществ из тканей материн-

ского организма к развивающемуся зародышу, он имеет определенное значение для питания последнего. Однако трудно себе представить, чтобы одно первичное ядро эндосперма или, если оно не образуется, группа ядер в центральной клетке, могли иметь существенное значение для питания зародыша в течение всего периода его внутрисеменного развития. В подобных случаях, по-видимому, функцию, частично восполняющую функцию эндосперма у орхидных, выполняет подвесок, хотя и он, как отмечают Цингер с соавторами (1964), не в состоянии компенсировать подавление развития эндосперма, и зародыш у орхидных остается редуцированным.

Далее следует обратить внимание на то, что даже у тех видов, для которых в литературе отмечено образование эндосперма, деление первичного ядра эндосперма наблюдается не во всех семяпочках, и во многих случаях оно дегенерирует не делясь (Carlson, 1940; Swamy, 1949; Савина, 1964). Подобная изменчивость в поведении первичного ядра эндосперма в пределах одного и того же вида является свидетельством того, что эндосперм орхидных и в этом случае имеет тенденцию к редукции.

Дегенерирующие остатки первичного ядра эндосперма или ядер эндосперма могут длительное время наблюдаться близ развивающегося зародыша (так как эти ядра медленно разрушаются при довольно быстро происходящих делениях в зародыше). Это обстоятельство, на наш взгляд, также свидетельствует о том, что у орхидных главное значение в обеспечении развития зародыша имеет не эндосперм, а другие источники питания, в частности ткани спорофита, подвесок.

Подводя итоги вышесказанному, можно сделать следующие выводы.

1. Двойное оплодотворение у *Ophrys insectifera* осуществляется весьма нерегулярно, второй спермий в большинстве случаев не объединяется с ядрами полярно-халазального комплекса, а дегенерирует в разрушенной синергиде. Образования эндосперма не наблюдается.

2. Анализ литературы, посвященной развитию эндосперма у орхидных, свидетельствует о том, что в этом семействе имеет место тенденция к морфологической и функциональной редукции эндосперма, которая выражается не только в уменьшении числа его ядер, но и в ослаблении их функциональной активности (когда образуется только первичное ядро эндосперма). В наибольшей степени редукция эндосперма выражена у представителей более специализированных групп; именно у них, как правило, отсутствует деление первичного ядра эндосперма. Кульминационным моментом этой редукции является полная утрата эндосперма вследствие того, что спермий не объединяется с ядрами центральной клетки.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. (1917). Материалы по эмбриологии орхидных. Журн. Русск. бот. общ., 2. — Баранов П. А. (1924). Материалы по эмбриологии орхидных. Журн. Русск. бот. общ., 9. — Модилевский Я. С. (1918). К эмбриологии и цитологии *Neotiia nidus-avis* (L.) Rich. Зап. Киевск. общ. естествоисп., 26. — Навашин С. Г. (1951). Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. Избр. тр., 1. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей семейства орхидных. Бюлл. Главн. бот. сада, 54. — Размоглов В. П. (1958). Эмбриологическое исследование орхидеи *Phalaenopsis schilleriana*. Бюлл. Главн. бот. сада, 32. — Савина Г. И. (1964). Оплодотворение у *Cypripedium calceolus* L. Бот. журн., 49, 9. — Савина Г. И. (1965). Развитие половых элементов и процесс оплодотворения у некоторых видов *Orchis*. Бот. журн., 50, 1. — Савина Г. И. (1968). Процесс оплодотворения у некоторых видов орхидных. Матер. Всесоюзн. симпоз. по эмбриолог. растений. Киев. — Савина Г. И. (1972). Развитие зародышевого мешка у *Ophrys insectifera*. Бот. журн., 57, 1. — Сенянинова М. В. (1924). К эмбриологии орхидных. Журн. Русск. бот. общ., 9. — Тересхин Э. С. и О. П. Камелина. (1969). Эндосперм *Orchidaceae* (к вопросу о редукции). Бот. журн., 54, 5. — Цингер Н. В., В. А. Поддубная-Арнольди и Т. П. Петровская-Баранова. (1964). Эволюция женских эмбриональных органов у сложноцветных и орхидных. Бюлл. Главн. бот. сада, 55. — Abe K. (1968). Contributions to the embryology of family *Orchidaceae*. Development

of the embryo sac in *Cremastra appendiculata*. Sci. Repts. Tohoku Univ., 4, 34. — Afzelius K. (1916). Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. Svensk. Bot. Tidskr., 10, 2. — Afzelius K. (1928). Die Embryobildung bei *Nigritella nigra*. Svensk. Bot. Tidsckr., 22, 1. — Brown W. H. (1909). The embryo sac of *Habenaria*. Bot. Gaz., 48. — Brown W. H. a. L. W. Sharp. (1911). The embryo sac of *Epipactis*. Bot. Gaz., 52. — Carlson M. C. (1940). Formation of the seed of *Cypripedium parviflorum*. Bot. Gaz., 102. — Cocucci A. E. (1964). The life-history of *Aa achalensis* Schlechter. (*Orchidaceae*). Phytomorphology, 14, 4. — Hagerup O. (1945). Facultative parthenogenesis and haploidy in *Epipactis latifolia*. Kgl. Dansk. vidensk. Selsk. Biol. Medd., 19, 11. — Hagerup O. (1947). The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some orchids. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Medd., 20, 9. — Heusser K. (1915). Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum*. Beih. bot. Centralbl., 32. — Kusano S. (1915). Experimental studies on the embryonal development in an Angiosperm. Journ. Coll. Agr. Univ. Tokyo, 6, 1. — Leavitt R. G. (1901). Notes on the embryology of some New England Orchids. Rhodora, 3, 25. — Maheshwari P. a. S. Narayanaswamy. (1952). Embryological studies of *Spiranthes australis* Lindl. Journ. Linn. Soc., 53, 355. — Olsson O. (1967). Embryological studies in the *Orchidaceae*. The Genus *Hetaeria*. Svensk. Bot. Tidskr., 61, 1. — Pace L. (1907). Fertilization in *Cypripedium*. Bot. Gaz., 44. — Pfitzer E. (1889). *Orchidaceae*. In Engler's «die natürlichen Pflanzenfamilien». — Prosina M. N. (1930). Über die von Cypripedium-Typus abweichende Embryosackentwicklung von *Cypripedium guttatum* Sw. Planta, 12, 3. — Sharp L. W. (1912). The orchid embryo sac. Bot. Gaz., 54. — Strasburger E. (1900). Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei Angiospermen. Bot. Ztg., 58, 2. — Swamy B. G. L. (1942). Female gametophyte and embryogeny in *Cymbidium bicolor* Lindl. Proc. Ind. Acad. Sci., 15. — Swamy B. G. L. (1947). Of the life history of *Vanilla planifolia*. Bot. Gaz., 108. — Swamy B. G. L. (1948). Embryology of *Epidendrum prismatocarpum*. Bull. Torrey Bot. Club, 75, 3. — Swamy B. G. L. (1949). Embryological studies in *Orchidaceae*. 1. Gametophytes. Embryogeny. Amer. Midl. Nat., 41, 1. — Todha H. (1968). Development of the embryo of *Bletilla striata*. Sci. Repts. Tohoku Univ., 4, 34. — Tuschnjakova M. (1929). Embryologische und zytologische Beobachtungen über *Listera ovata* (*Orchidaceae*). Planta, 7, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 VI 1971).

УДК 581.43+581.446.2] : 582.675

Н. И. Малютин

О СТРОЕНИИ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ДЕЛЬФИНИУМА *DELPHINIUM CULTORUM* VOSS

С 6 рисунками

N. I. MALYUTIN. ON THE STRUCTURE OF UNDERGROUND ORGANS OF *DELPHINIUM CULTORUM* VOSS

Подземные органы культурного дельфиниума при выращивании растений в средней полосе СССР представляют укороченное корневище с отходящими от него корнями, расположенными в виде кисти или пучка. Главный корень, характерный для всходов этих растений и питающий первый (главный) побег, после цветения теряет свое значение и его заменяют другие корни, которые развиваются в нижних частях новых побегов. На необработанных, плохих почвах и в засушливых условиях юга главный корень может сохраняться значительно дольше и тогда подземные органы являются стеблекорнем, который характерен для многих диких видов дельфиниума. В отличие от кистевидного корня стеблекорень не может в достаточной степени обеспечить питанием новые побеги; поэтому они, как правило, слабо растут и образуют короткие, малоцветковые соцветия.

В зависимости от условий среды изменяется строение корневой системы. И. Г. Серебряков (1955) отметил, что стержнекорневые поликарпики, попадая в более влажные местообитания, могут превратиться в кистекорневые растения. На большую роль условий существования в фор-

мировании корневой системы обращает внимание и В. Н. Голубев (1956). Однако некоторые авторы не учитывают изменений, которые происходят с подземными органами при выращивании растений в различных зонах страны, и делают неправильные общие выводы о строении их корневой системы.

Нами было уже показано (Малютин, 1967), что образование гипокотильных клубней у некоторых видов дельфиниума могло происходить под влиянием аридного климата. Недостаток влаги в почве и сухой воздух способствовали срастанию черешков семядолей, что вызывало задержку развития апекса и утолщение гипокотиля. Образование гипокотильных клубней явилось полезным приспособлением, которое обеспечило возможность мезофильным растениям переселиться в полупустыни. В зависимости от гидротермических условий изменяется и анатомическое строение листьев. Морфологические особенности растений, произрастающих в разных местностях, иногда настолько различны, что возникают сомнения в принадлежности их к одному и тому же виду.

О культурном дельфиниуме опубликовано более 1000 статей и около 20 книг. Поэтому кажется странным, когда появляются работы, в которых время прорастания семян и размеры органов рассматриваются как неизменные. При этом авторы почти всегда забывают указать, каким методом был произведен посев и в каких условиях выращивались сеянцы. Между тем семена культурного дельфиниума в зависимости от условий посева могут прорастать 6, 8, 12, 16, 20 и больше дней. Размер почек возобновления у разных сортов дельфиниума достигает 3—4 см, а не 1.5 см, как обычно указывают в работах по морфогенезу дельфиниума. Вероятно, авторы этих работ выращивали растения в очень плохих условиях. Однако из такого рода данных нельзя делать общие выводы. Так, у дикого вида *Delphinium elatum* L., который на субальпийских лугах Алтая иногда достигает высоты 4 м, на севере встречаются формы высотой не более 20 см. Однако никто, очевидно, не будет пользоваться только одной из этих величин, чтобы делать общие выводы о размерах растения.

Изучая культурный дельфиниум в условиях г. Киева, В. М. Титаренко (1968) пришел к выводу, что это растение не имеет корневища, а его подземные органы представлены системой главного корня и боковыми корешками гипокотильного происхождения. Статья иллюстрируется рисунком корня в возрасте 4—5 лет. Нужно сказать, что все иностранные специалисты по культуре дельфиниума (Macself, 1923; Wilde, 1931; Leonian, 1937; Bailey, 1939; Reinelt, 1957; Langdon, 1961, и др.), а также советские авторы (Николаенко и др., 1954; Малютин, 1957, 1960, и др.) указывают, что подземные органы культурного дельфиниума представляют собой корневище (по английски clump), от которого отходят многочисленные придаточные корни, расположенные в виде кисти или пучка (рис. 1). Травянистые многолетники с такими подземными органами получили название кистекорневых растений (cluster root plant). На рис. 2 показано корневище дельфиниума сорта Блэк Найт в возрасте 5 лет, и на рис. 3 оно же в разрезе. На этом рисунке видно, что на месте главного корня остается полость с остатками отмирающих тканей. И. Г. Серебряков и Т. И. Серебрякова (1965) указывают, что «многолетние подземные и приземные побеги трав, хранящие запасы, несущие почки возобновления и отмирающие в старой базальной части, можно назвать в широком смысле корневищами, если они не изменены в клубни и луковицы».

Исходными формами, от которых в середине XIX в. были получены первые садовые гибриды, были два вида: *Delphinium elatum* и *D. grandiflorum* (Малютин, 1961). *D. elatum* является представителем сибирской таежной флоры (Миняев, 1965). В европейской части СССР его южная граница проходит от верховьев р. Камы, через Москву и верхнее течение Волги к Витебску и Каунасу. На севере Европы вид достигает берегов Белого моря, а в Западной Европе распространен в пределах альпо-карпатской части его ареала. В природных местообитаниях (сборы автора в верховьях Москва-реки) подземные органы этого дельфиниума представ-

ляют корневище с большим количеством тонких, мочковатых корней. На песчаных намывных почвах и на крутых склонах у этого вида развивается стеблекорень, для которого характерно наличие стержневого или главного корня. Стеблекорень погружен, так как почки возобновления скрыты под землей (Федоров и др., 1962). Функция стержневого корня в этих случаях, вероятно, необходима для закрепления растений на склонах и снабжения их влагой, которую приходится доставать со значительной глубины, куда не могут проникнуть придаточные корни, образующиеся у основания новых побегов. В работе Лукасевича (Lukasiewicz, 1962) *D. elatum* L. относится к стеблекорневым растениям (rhizokaulofity).



Рис. 1. Корневище дельфиниума сорта Сиреневая спираль, в возрасте 4 лет.

D. grandiflorum L. родом из Монголии, Северно-Западного Китая и Восточной Сибири, в природных местообитаниях у него развивается стеблекорень, но в условиях культуры это растение имеет мочковатую корневую систему и главный корень отмирает на второй-третий год жизни.

Пересадка молодых сеянцев культурного дельфиниума способствует ветвлению главного корня, но образование придаточных корней у основания стебля начинается с момента закладки почек возобновления и пересадка не оказывает влияния на их развитие. Главный корень является естественным продолжением первого (главного) побега и питает его. После цветения и отмирания этого побега функции главного корня берут на себя придаточные корни; они имеют прямую связь с почками возобновления, дающими начало новым побегам (рис. 4). Таким образом, функция главного корня со-

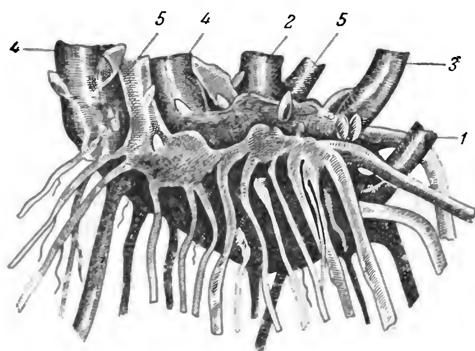


Рис. 2. Корневище дельфиниума сорта Блэк Найт. Удалена значительная часть корней и побегов.

Остатки побегов: *1* — 1965 г., *2* — 1966 г., *3* — 1967 г., *4* — 1968 г., *5* — 1969 г.

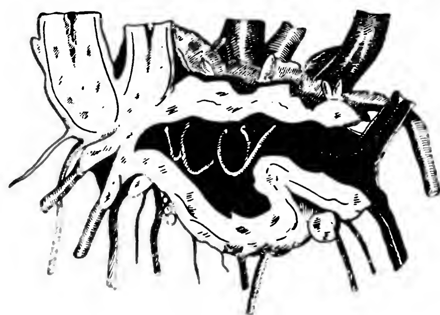


Рис. 3. Корневище дельфиниума сорта Блэк Найт в разрезе.

храняется только в тех случаях, когда вновь образующиеся корни по каким-либо причинам не могут выполнять его функции.

При ранневесеннем посеве культурного дельфиниума в условиях средней полосы СССР уже к осени первого года жизни растений образуется

кистевидный корень. Придаточные корни развиваются на нижней части новых побегов, которые (как мы считаем) не имеют отношения к гипокотилю молодых всходов. В последующие годы в периферической части

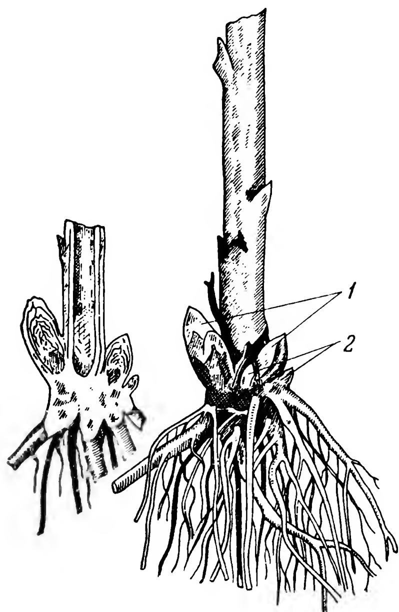


Рис. 4. Корневище дельфиниума первого года жизни.

1—2 — почки возобновления с придаточными корнями.

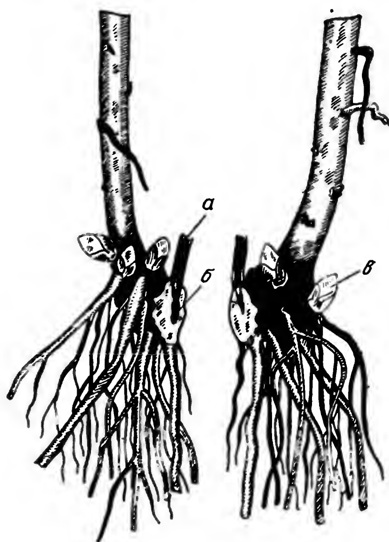


Рис. 5. Естественное деление подземных органов дельфиниума на втором году жизни.

а — остаток старого стебля с полостью (*б*); *в* — почка возобновления.

корневища продолжается образование побегов, у которых развиваются собственные корни. Некоторые побеги после сгнивания базальной части ризома отделяются от материнского растения в виде партикул. На способности дельфиниума образовывать боковые побеги с собственными корнями основан метод вегетативного размножения растений посредством деления корневищ (рис. 5).

И. П. Игнатьева (1960) указывает, что рост главного корня у сеянцев культурного дельфиниума прекращается на 106-й день и появляется много придаточных корней, которые закладываются на гипокотиле. Она (Игнатьева, 1965 : 904) относит дельфиниумы к кистекорневым растениям, однако в этой же работе на стр. 910 называет их стержнекорневыми растениями, у которых образование придаточных корней происходит в конце жизни, в начале отмирания тканей. Вероятно, Игнатьева описала развитие подземных органов у растений, выращивавшихся в разных условиях.



Рис. 6. Корень дельфиниума (по В. М. Титаренко).

На юге вследствие длительной вегетации, короткого периода покоя, недостатка влаги и других причин способность к вегетативному возобновлению значительно уменьшается. Придаточные корни побегов последующих порядков слабо развиваются, и растения получают питание и влагу только с помощью главного корня, который сохраняется в этих условиях значительно дольше, иногда до конца их жизни. Вследствие слабого развития подземных органов побеги второго порядка слабее растут и образуют короткие мало-

цветковые соцветия. Из-за этой биологической особенности в некоторых южных странах дельфиниумы выращивают как двухлетники или однолетники.

В. М. Титаренко (1968) считает, что у культурного дельфиниума корневища нет. Его подземные органы он называет системой главного корня. Однако растение, изображенное на его рисунке (рис. 6), имеет подземный орган, который правильнее назвать стеблекорнем.

Корень, изображенный на этом рисунке, судя по его морфологическому развитию, имеет возраст не более трех лет. Условия его роста, вероятно, были неблагоприятными, что видно по незначительному числу придаточных корней; их образованию могло препятствовать недостаточное углубление базальной части побега или отсутствие необходимого количества влаги в верхнем слое почвы. Так или иначе, но этот корень не типичен для культурного дельфиниума, разводимого в СССР и других странах.

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н. (1956). К онтогенезу корневищ кистекорневых растений. Бот. журн., 41, 2. — Игнатьева И. П. (1960). Некоторые особенности развития дельфиниума. Изв. ТСХА, 4. — Игнатьева И. П. (1965). О жизненном цикле стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков. Бот. журн., 50, 7. — Малютин Н. И. (1957). Дельфиниумы. — Малютин Н. И. (1960). Многолетние дельфиниумы. — Малютин Н. И. (1961). К истории культуры многолетних дельфиниумов. Бот. журн., 46, 4. — Малютин Н. И. (1967). О причинах образования гипокотильных клубней. Бот. журн., 52, 3. — Миняев Н. А. (1965). Сибирские таежные элементы во флоре Северо-запада европейской части СССР. В сб.: Ареалы растений флоры СССР. — Николаенко Н. П., В. В. Вакуленко, Т. М. Алейникова. (1954). Агротехника декоративных растений в городских цветочных хозяйствах. — Пикарди Д. (1965). Вселенная повсюду. Наука и жизнь, 8. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 60, 3. — Серебряков И. Г., Т. И. Серебрякова. (1965). О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 70, 2. — Титаренко В. М. (1968). Деякі особливості бурунькоутворения та развитку корневоі системи у дельфінія богаторічного. В сб.: Интродукція та аклиматизація рослин на Україні. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. — Bailey L. H. (1939). The Garden of Larkspur. — Langdon B. J. (1961). Garden Delphiniums. Journ. Roy. Hort. Soc., 86, 11. — Leonian L. H. (1937). Success with *Delphinium.* Amer. *Delphinium* Soc. Yearbook. — Lukasiewicz A. (1962). Morfologiczno-rozwojowe typy bytin. — Macself A. J. (1923). Delphiniums and how to excel with them. — Reinelt F. (1957). If is blue flowers you want, then there is only one plant: *Delphinium*, Flower Grower, 44, 6. — Wilde E. (1931). Studies of the genus *Delphinium.* Bull. Cornel. Univ., Agr. Exp. St., 519.

Совхоз «Марфино»,
Московская область,
Мытищинский район.

(Получено 9 VI 1970).

УДК 531.42 : 581.526.45 (740.316)

М. М. Прозорова

ФИТОМАССА НЕКОТОРЫХ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

M. M. PROZOROVA. THE PHYTOMASS OF SOME JAROSLAVL DISTRICT MEADOW COMMUNITIES

В статье сообщаются сведения о подземной и надземной фитомассе луговых сообществ Ярославской области (север лесной зоны) — Dactylis glomerata L. — Alchemilla acutiloba Opiz. и Trifolium pratense L. — Phleum pratense L. Установлено, что воздушно-сухой вес надземной фитомассы сеяного двухлетнего клеберного луга выше, чем у многолетнего сборноежовника (139.80 и 133.73 ц/га соответственно). Подземная же фитомасса на сборноежовом лугу больше (289.44 ц/га), чем на клеверном (186.61 ц/га). На основе сравнения продуктивности этих лугов с ранее иссле-

дованными (1967 г.) показано, что среди природных лугов запас общей и надземной фитомассы выше у мезофитного сборноежовника. Менее продуктивны психрофитные луга (мохово-душистоколосковый и ситниковый тонкополевичник). Показано, что фактором, ограничивающим продукцию фитомассы ярославских лугов, является обедненность почвы питательными веществами. Валовая продукция растительного вещества колеблется в пределах от 237.60 до 438.40 ц/га воздушно-сухой массы.

В общей программе работ по изучению биологической продуктивности биогеоценозов и круговорота веществ и энергии большой интерес представляют вопросы, связанные с выявлением валовой продукции растительного вещества в луговых сообществах различных местообитаний и климатических зон. В настоящее время обобщенные сведения о биологической продуктивности различных типов лугов имеются лишь по Советской Прибалтике (Матвеева, 1966). О биологической продуктивности лугов других регионов нашей страны данных крайне недостаточно. Исходя из этого, в 1970 г. на территории Ярославской области (север лесной зоны) мы выявили валовую продукцию растительного вещества (Лавренко, 1955) в двух сообществах настоящих лугов (формаций Dactyleta glomerata и Trifolieta pratensis). Ранее, в 1967 г., в пределах этого же региона нами было проведено определение фитомассы трех сообществ, относящихся к обедненным и переувлажненным лугам на минеральной почве (Прозорова, 1967).

В формации Dactyleta glomerata изучен участок ассоциации Dactylis glomerata L. — Alchemilla acutiloba Opiz. Он находился в центральной части поймы р. Пахмы (приток р. Которосли, впадающей в Волгу). Пойма реки хорошо выражена, небольшая (не более 200 м в ширину), ранее заливалась полыми водами, но последнее десятилетие разливов не наблюдалось, так как река стала мелководной. Площадь исследованного луга составляет 0.5 гектара. На севере и юге он граничит с мелколиственным лесом, на западе — с рекой Пахмой, на востоке, в 500 м от него, находится дер. Седельницы. Почва аллювиальная, супесчаная, слабокислая (pH 5.4), содержание подвижной фосфорной кислоты 5.0 мг, окиси калия 3.5 мг на 100 г почвы; валовое содержание азота 0.16%.

В составе травостоя луга было 43 вида растений. Первый ярус высотой 110 см образован доминантом — рыхлокустовым злаком *Dactylis glomerata* L.; проективное покрытие почвы растениями равнялось 30—35%. Во втором ярусе, достигавшем 60 см высоты, обильно представлены *Agrostis tenuis* Sibth., *Briza media* L., *Trifolium pratense* L., *Centaurea jacea* L.; проективное покрытие почвы травами достигало 20—25%. Третий ярус образован главным образом *Alchemilla acutiloba* Opiz. Растения имели 45—47 см высоты, проективное покрытие ими почвы составляло 35—40%. В четвертом ярусе находились мелкие травы, наиболее обильно встречался *Trifolium repens* L., произрастая куртинами; проективное покрытие почвы составляло не более 18%. Мхов не было.

Из ботанических групп преобладали злаки — 54.9%, разнотравье составляло 24.8%, ветошь (мертвое органическое вещество) — 20.3%. Бобовые в укос не попали. Режим использования луга был смешанным (сенокошение и пастьба скота осенью). Удобрения не вносились.

На другом лугу (формация Trifolieta pratensis) изучена ассоциация Trifolium pratense L. — Phleum pratense L. Это сеяный луг. Семена трав были высеяны весной 1969 г. из расчета 5 кг тимофеевки и 12 кг клевера на гектар. Под покровную культуру (рожь) внесено основное удобрение — 15 т/га навоза. Наряду с этим ранней весной производилась подкормка ржи минеральными удобрениями: сульфат аммония — 1 ц/га, суперфосфат — 1 ц/га, хлористый калий — 1.5 ц/га.

Луг имел площадь около 30 га, расположен на невысокой первой надпойменной террасе р. Пахмы и окружен с трех сторон мелколиственным лесом, развившимся на месте сосняков. По обочинам искусственного луга произрастали единичные экземпляры сосны. Пахма и ее пойма, занятая естественными лугами, находится к северо-востоку от луга. Почва дерново-среднеподзолистая, легкосуглинистая, с галькой. В год учета фитомассы (второй год развития клевера) она характеризовалась следующими

агрохимическими показателями: pH — 4.8, содержание подвижной фосфорной кислоты 2.5 мг, окиси калия 3.5 мг на 100 г почвы; валовое содержание азота 0.12%.

В травостое отчетливо выделялись два яруса. Первый ярус 100—110 см высоты был образован *Phleum pratense* L., проективное покрытие почвы растениями составляло 20—25%. Во втором ярусе 68—70 см высоты доминировал *Trifolium pratense* L., в разреженных местах произрастали *T. hybridum* L., *Achillea millefolium* L., *Taraxacum officinale* Web., *Cirsium arvense* Scop., *Rumex acetosella* L.; проективное покрытие почвы травами равнялось 70—80%. Местами на лугу встречались мхи: *Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jennings, *Brachythecium albicans* (Hedw.) B. S. G., *B. salebrosum* (Web. et Mohr) B. S. G. Проективное покрытие почвы растениями на лугу было 50—60%.

Среди ботанических групп преобладали бобовые — 47.9%, злаки составляли 17.2%, разнотравье — 4.5%, ветошь — 28.7%, мхи — 1.7%.

Изучение запаса подземной и надземной фитомассы на лугах производилось 3—10 июля 1970 г. В это время луга были в разгаре цветения доминантов, в состоянии цветения находилось и большинство других растений. Учет фитомассы проведен на площадках 25×25×30 см в трехкратной повторности в соответствии с общепринятой методикой (Качинский, 1925; Шалыт, 1960; Понятовская, 1955—1956; Программа и методика биогеоценологических исследований, 1966). Вычисление ошибки средней арифметической произведено по формуле:

$$m\bar{x} = \sqrt{\frac{\Sigma (x - \bar{x})^2}{n (n - 1)}}.$$

Результаты исследований фитомассы охарактеризованных выше лугов (табл. 1 и 2) показывают, что продукция надземных органов, представ-

ТАБЛИЦА 1

Подземная и надземная фитомасса в сообществе Dactylis glomerata—Alchemilla acutiloba

Подземная фитомасса			Надземная фитомасса		
слои почвы в см	воздушно-сухой вес в ц/га	в процентах от общего веса в слое почвы 0—30 см	ботанические группы	воздушно-сухой вес в ц/га	в процентах от общего веса
0— 2	130.72	45.2	Злаковые . .	73.44	54.9
2—10	113.12	39.1	Бобовые . .	—	—
10—20	35.84	12.3	Разнотравье	33.11	24.8
20—30	9.76	3.4	Ветошь . . .	27.18	20.3
0—30	289.44±11.48	100.0	Всего	133.73±3.23	100.0

Общая фитомасса — 423.17 ц/га ± 12.28; соотношение подземной и надземной фитомассы — 2 : 1.

ляющих однолетний прирост, на сеяном клеверном лугу выше, чем на сборноежовом лугу на 6.07 ц/га. В то же время масса подземных органов значительно больше на сборноежовом лугу — на 102.83 ц/га воздушно-сухого веса. Это связано с тем, что подземная фитомасса естественного лугового сообщества Dactylis glomerata — Alchemilla acutiloba представляет собою многолетний запас, а в сообществе Trifolium pratense — Phleum pratense — двухлетний. На обоих лугах основная масса корней и корневищ (96.6 и 93.2%) находилась на глубине 0—20 см. В слое почвы 20—30 см подземных органов было соответственно всего лишь 3.4 и 6.8%.

Интересно сравнить соотношение подземных и надземных органов. На клеверном лугу оно меньше, чем на сборноежовом (табл. 1 и 2).

Е. П. Матвеева (1966) отмечает, что с точки зрения возможности использования зеленой массы для нужд животноводства наиболее выгодно соотношение 2 : 1, не более. Надо полагать, что меньшие соотношения являются еще более выгодными, но такие соотношения в нашей зоне возможны, очевидно, только в искусственных травосмесях на хорошо удобренных почвах. На клеверном лугу надземная фитомасса превышала подземную всего лишь на 5.9 ц/га. Это очень незначительное превышение объясняется прежде всего бедностью почвы. Вносимого количества удобрений было явно недостаточно для повышения ее плодородия. Именно это обстоятельство и вызвало сильное разрастание подземных органов.

ТАБЛИЦА 2

Подземная и надземная фитомасса в сообществе Trifolium pratense—Phleum pratense

Подземная фитомасса			Надземная фитомасса		
слои почвы в см	воздушно-сухой вес в ц/га	в процентах от общего веса в слое почвы 0—30 см	ботанические группы	воздушно-сухой вес в ц/га	в процентах от общего веса
0— 2	92.00	49.4	Злаки . . .	24.00	17.2
2—10	55.68	29.9	Бобовые . .	67.00	47.9
10—20	26.08	13.9	Разнотравье	6.40	4.5
20—30	12.85	6.8	Ветошь . . .	40.00	28.7
0—30	186.61±6.06	100.0	Мхи	2.40	1.7
			Всего	139.80±12.02	100.0

Общая фитомасса — 326.41 ц/га±14.73; соотношение подземной и надземной фитомассы — 1.3 : 1.

Общая биологическая продуктивность исследованных лугов различна (табл. 1 и 2). Фитомасса надземных и подземных органов сборноежового луга выше клеверного луга на 96.76 ц/га.

На обедненных лугах, как указывалось выше, в 1967 г. нами была изучена подземная и надземная фитомасса в двух ассоциациях: ситниково-тонкополевицевой (Agrostis tenuis — Juncus filiformis) и мохово-душистоколосковой (Anthoxanthum odoratum — Musci), а в классе формаций увлажненных лугов на минеральной почве — фитомасса в злаково-дернистоосоковой ассоциации (Carex caespitosa + Agrostis canina — Deschampsia caespitosa). Во всех этих ассоциациях изучалось изменение запаса растительного органического вещества подземных и надземных органов под влиянием извести и минеральных удобрений. В связи с этим выявлена продуктивность ассоциаций в естественном состоянии (контроль) и при наличии удобрений (опыт). Данные 1967 и 1970 гг. по биологической продуктивности лугов позволяют провести их сравнение. Это интересно потому, что все исследованные луговые сообщества, как видно из их названий, находятся в различных экологических рядах (табл. 3).

На основе данных табл. 3 можно заключить, что наиболее высокой продуктивностью надземных органов среди неудобренных естественных лугов отличается мезофитный сборноежовый луг. Наименее продуктивны психрофитные луга — тонкополевичник и душистоколосковый. На этих лугах с бедными питательными веществами почвах сильно разрастаются не надземные органы, а подземные, вследствие чего их масса в 4 раза превышает надземную фитомассу. Внесение минеральных удобрений и извести способствовало прежде всего повышению валовой продукции надземных органов. В связи с этим резко изменилось соотношение подземной и надземной фитомассы в более благоприятную для кормопроизводства сторону (2 : 1).

Показатели общего запаса растительного органического вещества на лугах колеблются. Фактором, ограничивающим продукцию фитомассы на

ТАБЛИЦА 3

Биологическая продуктивность и соотношение подземной и надземной фитомассы различных луговых сообществ Ярославской области (в ц/га воздушно-сухого веса и относительных единицах)

Сообщества	Подземная фитомасса	Надземная фитомасса	Общая фитомасса	Соотношение подземной и надземной фитомассы
Trifolium pratense—Phleum pratense . .	186.61	139.80	326.41	1.3 : 1
Dactylis glomerata—Alchemilla acutiloba	289.44	133.73	423.17	2 1
Agrostis tenuis—Juncus filiformis . . .	191.20	46.40	237.60	4 : 1
Agrostis tenuis—Juncus filiformis + NPK + Ca	296.00	142.40	438.40	2 : 1
Anthoxanthum odoratum — Musci	287.36	68.80	356.16	4 : 1
Anthoxanthum odoratum — Musci+NPK+ Ca	320.80	96.00	416.80	3 : 1
Carex caespitosa + Agrostis canina— Deschampsia caespitosa	215.84	75.20	291.04	2.8 : 1
Carex caespitosa + Agrostis canina— Deschampsia caespitosa + NPK+ Ca .	278.20	138.40	416.60	2 : 1

ярославских лугах, следует считать прежде всего недостаток питательных веществ, ибо внесение удобрений способствовало ее повышению.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Общая биологическая продуктивность всех исследованных нами луговых сообществ Ярославской области, естественных и улучшенных внесением удобрений, колеблется в пределах от 237.60 до 438.40 ц/га воздушно-сухой массы. Наибольший запас растительного вещества имеет мезофитный сборноежовник и улучшенный внесением NPK+Ca тонкополевичник.

2. Внесение извести и минеральных удобрений увеличило общий запас фитомассы в 1.1 раза (душистоколосковый луг), в 1.7 раза (тонкополевичник) и в 1.4 раза (дернистоосочник).

3. Масса надземных органов природных неудобренных луговых сообществ колеблется от 46.40 до 133.73 ц/га, а улучшенных внесением NPK+Ca — от 96.00 до 142.40 ц/га.

4. Сеяный клеверный луг по валовой продукции надземных органов превышал улучшенные внесением NPK+Ca мохово-душистоколосковый луг и смешаннозлаковый дернистоосочник (на 43.8 и 1.4 ц/га), уступая ситниковому тонкополевичнику (на 2.6 ц/га).

5. В соотношении подземных и надземных органов выявилась типичная закономерность. В луговых сообществах, произрастающих в условиях лучшей обеспеченности питательными веществами, фитомасса подземных органов в меньшей степени превышала фитомассу надземных.

ЛИТЕРАТУРА

Качинский Н. А. (1925). Корневая система растений в почвах подзолистого типа. Тр. Моск. обл. с.-х. опытн. станц., 7. — Лавренко Е. М. (1955). Об изучении продуктивности наземного растительного покрова. Бот. журн., 40, 3. — Матвеева Е. П. (1966). Биологическая и хозяйственная продуктивность луговых сообществ Советской Прибалтики. Растит. ресурсы, II, 3. — Понятовская В. М. (1955—1956). Корневые системы важнейших кормовых злаков и бобовых Калининградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 10. — Программа и методика биогеоценологических исследований. (1966). Сб. под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. — Прозорова М. М. (1967). Влияние удобрений на общий запас органического вещества и соотношения надземных и подземных органов луговых фитоценозов. Растит. ресурсы, III, 3. — Шалыт М. С. (1960). Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 2.

Ярославский государственный педагогический институт.

(Получено 17 VIII 1971).

УДК 582.757.2(477.8 + 478.9)

А. Ф. Райлян

ОБ *EUPHORBIA VILLOSA* WALDST. ET KIT. И БЛИЗКИХ ЕЙ ВИДАХ ИЗ ЗАПАДНЫХ РАЙОНОВ СССР

A. F. RAILJAN. ON *EUPHORBIA VILLOSA* WALDST. ET KIT. AND ASSOCIATION SPECIES FROM WESTERN REGIONS OF U. S. S. R.

Автором изучен вид *Euphorbia villosa* Waldst. et Kit. Выяснено также его отношение к близким видам — *E. procera* M. B. и *E. pseudovillosa* Klok. Самостоятельность двух последних видов не признается. Установлено, что описанная из Молдавии *E. valdevillosocarpa* Arv. et Nyar. ранее была опубликована под названием *E. volhynica* Bess.

При обработке видов рода *Euphorbia* L. с территории Молдавии мое внимание привлекла своим большим полиморфизмом *E. villosa* Waldst. et Kit. Это растение описано из Венгрии. Согласно сведениям Кернера (Kerner, 1884) венгерский ботаник Китайбель послал в Берлин Вильденову под видовым названием *E. villosa* растение, широко распространенное на венгерской низменности. Вильденов опубликовал этот вид в своем издании Линнеевского «Species plantarum» (Linne, 1799) с эпитетом *E. villosa* Waldst. et Kit., данным Китайбелем, но ошибочно приписал ему бугорчатые плоды. Позднее Китайбель (Waldstein, Kitaibel, 1802, tab. 93) исправил эту ошибку, указав для *E. villosa* гладкие голые плоды.

Полиморфизму *E. villosa* уделяют внимание многие систематики. Западноевропейскими ботаниками описан ряд форм, основанных главным образом на морфологии трехорешника, его форме, отсутствии или присутствии на нем опушения, на особенностях последнего и наличия различных выростов.

Ледебур (Ledebour, 1850) на основе изучения гербарных материалов из России, следуя Коху (Koch, 1837), различал три формы: *leiocarpa* — с гладкими голыми плодами, *trichocarpa* — с плодами с гладкой поверхностью, но опушенными белыми длинноватыми волосками, и *lasiocarpa* — с плодами, мелкобородавчатыми и усаженными длинными волосками.

Последняя из перечисленных форм не относится к нашему виду: это описанный впоследствии Я. И. Прохановым (1949) эндемичный крымский вид *E. tauricola* Prokh., отличающийся трехорешником с гребенчатыми выростами.

В целях выяснения вопроса о таксономическом значении изменчивости *E. villosa* я изучила литературные источники, большое количество гербарных образцов *E. villosa* из различных частей ареала этого вида, хранящихся в Ботаническом институте АН СССР (LE), а также гербарные материалы по *E. villosa* и близким ей видам, выписанные из Румынии — из Бухареста (BUCA) и Клужа (CL), а также из Болгарии — из Софии (SOM).[1]

Тщательное исследование этого большого гербарного материала и наблюдения над *E. villosa* в природных условиях в Молдавии и Одесской области показали, что как в Западной Европе, так и на территории МССР, *E. villosa* варьирует по ряду признаков, о чем будет сказано ниже.

М. Биберштейн (Bieberstein, 1808) описал для Северного Кавказа из долины Терека (между Кизляром и Моздоком) *E. procera* M. B., указав для этого вида ланцетные, опушенные, близ верхушки мелкопильчатые листья, трехраздельные на концах дихотомирующие верхушечные цветоносы, стебель, несущий ниже терминального соцветия многочисленные пазушные цветоносы и гладкий голый трехорешник.

Тип вида в гербарии Биберштейна (LE) не сохранился, не видел его также и Ледебур (1850), судя по его списку.

---

[1] Считаю приятным долгом выразить благодарность руководителям ботанических учреждений, предоставивших мне свои гербарии.

В III томе «Flora taurico-caucasica» Биберштейн (1819) объединил *E. procera* с *E. villosa*, и в связи с этим указал для этого вида обширный ареал, простирающийся до Волги.

Впоследствии некоторые авторы рассматривали *E. procera* в качестве самостоятельного вида (Проханов, 1933; Клоков, 1955), но большинство систематиков объединяли этот вид с *E. villosa* (Koch, 1837; Ledebour, 1850; Тамамшян, 1962; Кузманов, 1963); при этом некоторые из них (Кох, Ледебур) приводили его под названием *E. procera*, не соблюдая закона приоритета, как в свое время поступил и Биберштейн.

Я. И. Проханов (1933 : 115), который много сделал для познания систематики молочаев Советского Союза, сначала считал, что «Кавказский» *Tithymalus procerus* (M. B.) Gke., кроме существенного отличия в опушении стебля и форме листьев, настолько выделяется своей яйцевидно-конической, гребенчатой коробочкой, что смешение его с *E. villosa* Waldst. et Kit. должно быть приписано недоразумению (стр. 115). По-видимому, образцы с гребенчатым трехорешником относятся к *E. tauricola* Prokh., выделенному им позднее (Проханов, 1949) из *E. villosa*. Однако в 1949 г. в своей обработке во «Флоре СССР» он изменил свое мнение и объединил *E. procera* M. B. с *E. villosa* Waldst. et Kit.

М. В. Клоков (1955) считает, что *E. procera* является особым кавказским видом, отличающимся от *E. villosa* более слабым опушением, а по форме листьев ближе стоящим к описанному им из Украины *E. pseudovillosa* Klok.

Сравнительное изучение образцов из гербария Биберштейна (LE), определенных им как *E. procera* M. B., и других северо-кавказских гербарных экземпляров позволило нам установить, что форма трехорешника у некоторых экземпляров, в том числе и у аутентичных, иногда бывает действительно яйцевидно-конической, как указано Прохановым (1933); но большая часть кавказских растений характеризуется шаровидным или шаровидно-коническим неглубоко бороздчатым трехорешником, как это характерно для *E. villosa*. Стебли и листья слабо опушены, но есть, как и в Венгрии, растения с довольно густо опушенными стеблями и листьями.

В целом просмотр материала с Северного Кавказа подтверждает, что нет сколько-нибудь стойких и существенных различий между кавказскими растениями (*E. procera* M. B.) и *E. villosa* Waldst. et Kit. Поэтому я присоединяюсь к мнению Проханова (1949) и других систематиков, которые рассматривают *E. procera* в качестве синонима *E. villosa*.

Возвращаясь ко взглядам Клокова (1955), напомним, что, по его мнению, *E. procera* (в настоящее время обычно объединяемая с *E. villosa*) является самостоятельным кавказским видом, который на территории Украины и в Молдавии замещается *E. pseudovillosa* Klok. Клоков отличает свой вид от *E. villosa* по более высокому росту (45—90 см) и более крупным размерам листьев (25—92 мм дл. и 9—23 мм шир.). Однако многие авторы, в том числе Хеги (Hegi, 1925), Проханов (1949) и Продан (Prodan, 1953), указывали, что размеры растения *E. villosa* варьируют, и в зависимости от условий местообитания высота стебля может достигать 100—120 см, а листья варьируют в пределах 45—115 мм в длину и 9—25 мм в ширину. Наши наблюдения в полевых условиях в Одесской области и в Молдавии, а также изучение гербарных образцов из разных районов Молдавии и Украины и сравнение их с образцами *E. villosa* из Венгрии тоже показали, что размеры листьев и высота стебля колеблются в широких пределах. Форма листьев у *E. pseudovillosa* бывает ланцетная, продолговато-ланцетная, узко обратнояйцевидная, длина — 2.5—10.5 см и ширина 2.6—4.8 см, т. е. листья варьируют в тех же пределах, что и у *E. villosa*. То же самое следует сказать и относительно густоты опушения листьев и стеблей. Что касается трехорешника, то встречаются экземпляры с голыми и гладкими плодами (var. *genuina* Grec., 1898; var. *leiocarpa* (Ledeb.) Prod., 1953) или усаженными недлинными волосками (var. *trichocarpa* (Koch) Grec., 1898).

Из сказанного видно, что сколько-нибудь существенных и стойких отличий и между *E. villosa* и *E. pseudovillosa* установить также не удается. Поэтому я считаю, что нет оснований признать *E. pseudovillosa* Klok. за особый вид, отличный от *E. villosa* Waldst. et Kit.

Что касается самого видового эпитета *E. pseudovillosa*, то он является незаконным, так как ранее Продан (1953) описал вид молочая под таким же названием: «*E. pseudovillosa* Prod. sp. hybr. nova. 1953, Flora R. P. R. 2, Add. : 674 = *villosa*×*virgata*».

В течение 20—50-х годов нашего столетия из *E. villosa* Waldst. et Kit. было выделено несколько новых видов, что меняет прежние представления об объеме *E. villosa* и его географическом распространении.

В 1933 г. по материалам из Казахстана (р-н Кустаная) Проханов описал *Tithymalus semivillosus* Prokh. (*E. semivillosa* (Prokh.) Prokh., 1949. СССР, 14 : 360). В примечании он добавил: «Этот вид был в свое время описан Гмелином, но был пропущен Линнеем и посему забыт последующими авторами, которыми он относился то к *E. pilosa*, то к *E. villosa*, то к *E. procera*... *Tithymalus villosus* (W. K.) Pacher, пожалуй, является его ближайшим родичем, от которого наш вид отграничен географически, образуя на границе с его ареалом промежуточные формы. В типических случаях эти расы вполне хорошо различаются формой своих листьев, так что их разграничение в качестве отдельных видов безусловно необходимо».

Позднее *E. semivillosa* (Prokh.) Prokh. была включена Прохановым (1949) во «Флору СССР», В. П. Малеевым (1953) во «Флору Крыма», а также Клоковым (1955)во «Флору УРСР».

Тютин во «Флоре Европы» (Tutin, 1968, 2 : 217) в соответствии с широким пониманием объема вида, свойственным этому изданию, отнес *E. semivillosa* Prokh. в синонимы *E. villosa* Waldst. et Kit.

Исследование типа *E. semivillosa* Prokh. (Тургайская обл. Кустанайский уезд, по течению р. Тогузака, 24 VI 1913, n° 462, М. Короткий и Лебедева, хранится в Ленинграде) и других образцов этого вида подтверждает, что *E. semivillosa* достаточно четко отличается от *E. villosa* формой листьев, почти линейных двуцветных (чего у *E. villosa* никогда не бывает), с утолщенной выдающейся средней жилкой на нижней стороне (у *E. villosa* средняя жилка не утолщена и мало заметна) и всегда голым плодом. Согласно Проханову, *E. semivillosa* Prokh. обладает отличным от ареала *E. villosa* хорошо очерченным ареалом, который простирается от Западной Сибири и восточного склона Урала, через среднюю Россию и Украину, до Крыма. В Молдавии *E. semivillosa* не обнаружена.

Растет *E. semivillosa* по оврагам, на глинистых и каменистых склонах, по лесным опушкам и иногда на залежах. Что касается *E. villosa*, то он, как известно, является гелофитом (Hegi, 1925): для него характерны влажные и тенистые местообитания. Кузманов (1963) характеризует *E. villosa* как мезофит и мезогигрофит. Таким образом, *E. semivillosa* отличается от *E. villosa* не только географически, но и экологически.

В 1935 г. в Молдавии, на полянах грабово-дубового леса, румынский ботаник А. Арват нашел растение, которое по внешнему облику напоминало *E. villosa* Waldst. et Kit., но отличалось плодами, весьма обильно опушенными длинными волосками.

Арват вместе с Ниаради (Arvat et Nyárády, 1935) описали это растение, назвав его *E. valdevillosocarpa* Arv. et Nyár., и рассматривали его в качестве эндемика Бессарабии. Местонахождение типа вида: Bassarabia, distr. Lapuşna, In pratis silvarum «Căniana» ita in «Poiana Popii» prope pag. Cojuşna (Herb. Cluj et Herb. Arvat). 18 V 1935, leg. A. Arvat (CL).

Со времени опубликования статьи об *E. valdevillosocarpa* Arv. et Nyár. этот вид упоминается только у Продана (1953) во «Flora R. P. R.» (Reg. Galaţi: Horia r. Tulcea.) и у Кузманова (1963), который приводит его для классического местонахождения. Для Молдавии этот вид до сих пор никем не указан, отсутствует он также и в «Определителе растений Мол-

давской ССР» (Гейдеман, 1954). Во «Flora Europaea» (Tutin, 1968) *E. valdevillosocarpa* включена в число синонимов *E. villosa.*

Гербарный материал по *E. valdevillosocarpa*, собранный в Молдавии, оказался определенным частью как *E. villosa*, частью как *E. valdevillosocarpa.*

Тщательное изучение всех гербарных экземпляров *E. valdevillosocarpa*, в том числе и типовых, а также наблюдения над живыми растениями в природе показали, что морфологические особенности виденных мною образцов вполне соответствуют авторскому описанию. Считаю полезным привести подлинный диагноз *E. valdevillosocarpa* в виду того, что он опубликован в издании, которое в библиотеках Ленинграда найти не удалось.

«Ex affinitate speciei *E. villosa* W. et K. a qua differt: fructibus densissime et patente albovillosis lanatisve et in omnibus partibus nempe caulibus, ramis et foliis abundante patenti-villosis, foliis lanceolatis 9—10 см longis±serrulatis apicem versus lente productis, basin versus attenuatis sessilibusve, vix cordatis». 1935, Bul. Grăd. Bot. Cluj, 15).

В результате всестороннего морфолого-экологического изучения *E. valdevillosocarpa* удалось составить более полную характеристику этого вида и его отличий от *E. villosa.* Это — густое опушение всех частей растения, и особенно плодов, которые весьма густо покрыты очень длинными, отстоящими волосками; столбики 2—3.5 мм дл. (а не 1 — 1.5 мм, что характерно для *E. villosa*) и более тонкие бокальчики, несущие густое опушение из длинных волосков (у *E. villosa* бокальчики с менее густым опушением из более коротких волосков).

При дальнейшем изучении вопроса оказалось, что в 1924 г. Шафер, Кульчинский и Павловский (Szafer и др., 1924) указали для Волыни вид молочая *E. volhynica* Bess., который по своим морфолого-экологическим признакам вполне совпадает с *E. valdevillosocarpa* Arv. et Nyár. Позднее Е. Д. Висюлина (Вiсюлiна, 1950, 1965) и М. В. Клоков (1955) привели *E. volhynica* для Украины. В качестве местообитаний *E. volhynica* указаны лесные опушки, открытые солнечные места, сухие поляны.

В 1822 г. Бессер (Besser, 1822) в своем списке растений Волыни, Подолии и Бессарабии привел *E. mollis* Gmel., однако без уверенности, что растение этих районов является подлинной *E. mollis* Gmel., описанной Гмелином во «Flora Badensis» (Gmelin, 1806). Это же сомнение выражено Бессером и на этикетках двух образцов из его гербария (LE), на которых он наверху написал: «*E. mollis* Bess. vix Gmel?», а внизу, вероятно позднее, его же рукой сделана другая надпись: «*E. volhynica* Bess.». Это позволяет думать, что Бессер пришел к заключению, что его *E. mollis* не тождественна *E. mollis* Gmel. и поэтому переопределил свои растения, дав им новое название — *E. volhynica* Bess. По-видимому, *E. volhynica* Bess. осталась неопубликованной, во всяком случае ни Клокову (1955), ни мне не удалось найти описания этого вида в трудах Бессера.

Сравнение типовых образцов *E. valdevillosocarpa* с подлинными экземплярами *E. volhynica* обнаруживают их идентичность, вследствие чего *E. valdevillosocarpa* и *E. volhynica* следует считать одним и тем же видом.

Описание *E. volhynica* Bess. в Определителе растений Польши (Szafer и др., 1924) вполне соответствует образцам Бессера. Таким образом, правильным видовым эпитетом молочая, описанного из Молдавии под названием *E. valdevillosocarpa* Arv. et Nyár., является *E. volhynica* Bess. ex Szaf., Kulcz., Pawł.

Приводим синонимику этого вида.

Euphorbia volhynica Bess. ex Szaf., Kulcz., Pawł. 1924, Rośl. Polskie : 201; Висюл. 1950, Визн. росл. УРСР : 242; Клок. 1955, Фл. УРСР, 7 : 130; Висюл. 1965, Визн. росл. Укр. : 447. — *E. valdevillosocarpa* Arv. et Nyár. 1935, Bul. Grăd. Bot. Cluj, 15 : 190; Prod. 1953, Fl. RPR, 2 : 313; Kouzm. 1964, Blumea, 12, 2 : 369. — *E. mollis* auct. non K. Gmel. 1806 : Bess. 1922, Enum. Pl. Vohl. : 18.

Всего в гербариях мною выявлены образцы *E. volhynica* из следующих местонахождений.

Молдавия: Корнештский р-н, в 4 км к востоку от сел. Романовка, 15 VI 1954, М. Пожарисская;[1] между г. Котовском и сел. Лапушной, дубовый лес, в кустарниках, 8 V 1948, Т. С. Гейдеман; между г. Котовском и сел. Албино, Каракуйская лесная дача, в дубовом лесу, 14 V 1948, Л. Пожарисская; там же сел. Молешты, дубовый лес, 2 VI 1949, Шингерей; Кишиневский р-н, близ сел. Пургой, в дубовом лесу, 27 V 1954, Л. Николаева; Basarabia, distr. Lăpuşna, com. Cojuşna, printre tufişurile din «Poiana Popii», Scoreni, 18 V 1935, A. Arvat (CL); Ниспоренский р-н, к востоку от сел. Слободзея, дубовый лес — гырнец, 29 V 1952, Т. С. Гейдеман; там же, к востоку от сел. Зборая, дубовый лес, на северном склоне, 27 V 1952, она же; Каларашский р-н, станция Бахмут, на лесной поляне, 15 VIII 1970, А. Морарь; Ново-Аненский р-н, сел. Джамана, дубовый лес, 25 IV 1956, Т. С. Гейдеман; Романовский р-н, к востоку от сел. Троицкое, дубовый лес, кв. 21, 27 VI 1950, № 41, Л. Николаева; Карпиненский р-н, близ сел. Негря, дубовый лес, по с.-в. склону, 30 VI 1951, она же; там же сел. Горжешты, дубовый лес, с.-з. склон, 29 VI 1951, Л. Пожарисская; Страшенский р-н, близ сел. Лозово, опушка леса, 7 VI 1961, Греждиеру (LE); Каушаны, совхоз «Вяца Ноуэ», на склоне возле пасеки, 7 VI 1961, он же (LE); Теленештский р-н, между сел. Будей и сел. Леушены, грабово-дубовый лес, 29 VI 1957, Т. С. Гейдеман; Оргеевский р-н, между сел. Васкауцы и сел. Кугурешты, на лесной поляне, 22 VII 1953, она же; Резинский р-н, к северу от сел. Минчены, дубовый лес, на сев. склоне, 26 VI 1970, А. Морарь; там же, к востоку от сел. Олишканы, грабово-дубовый лес, 28 VI 1957, Т. С. Гейдеман; Рыбницкий р-н, близ сел. Белочи, дубовый лес, на поляне, 14 V 1969, Г. А. Каталаева; Сорокский р-н, близ сел. Рубленица, дубовый лес, на лесной поляне, 28 VIII 1970, А. Морарь.

Румыния: Reg. Bacău, Măduva Moneşti, 28 V 1949, G. Grinţescu (BUCA).

Местообитаниями *E. volhynica* являются: сухие дубравы, открытые солнечные места, сухие склоны, лесные опушки и сухие поляны.

Общее распространение: СССР, европ. часть: Молдавия, Зап. и Юго-зап. Украина (Волынь и Одесская область), Румыния (вост. часть — Молдова).

Для Болгарии *E. volhynica* не указывается Б. Кузмановым, специально занимавшимся вопросами систематики и географии молочаев в этой стране.

E. villosa Waldst. et Kit. весьма широко распространен — от северного побережья Средиземного моря через Юго-Западную и Центральную Европу, Молдавию и Украину до Кавказа. Судя по обширному современному ареалу *E. villosa*, можно предполагать, что этот вид является очень древним, дочетвертичным.

На протяжении всего ареала *E. villosa* сохраняет свои экологические черты, занимая обильные влагой местообитания: сырые луга, заболоченные речные долины, затененные места.

На ареал *E. villosa* в некоторых частях его налегают или соприкасаются с ним ареалы весьма близких ему видов, отличающихся иными экологическими особенностями. К числу их относятся, кроме *E. semivillosa* Prokh., также и *E. volhynica*. Экологически эти виды изолированы от *E. villosa*, хотя нередко их местообитания могут соприкасаться. По-видимому, этим и объясняется существование форм, с промежуточными признаками между *E. villosa* и *E. volhynica*. Возможно, что такие формы являются гибридными.

В настоящее время *E. villosa* в Молдавии встречается реже, чем *E. volhynica*. Можно предполагать, что *E. villosa* была частично вытеснена

---

[1] Все гербарные экземпляры из Молдавии, не отмеченные соответствующим знаком, хранятся в гербарии Ботанического сада АН Молдавской ССР, г. Кишинева.

E. volhynica в связи с изменением в Молдавии климата в сторону большей аридности, а также благодаря деятельности человека, истребившего леса. Все это благоприятствовало увеличению открытых и сухих площадей, пригодных для поселения *E. volhynica*. Для *E. villosa* природные условия изменялись в худшую сторону, и она вынуждена была уступать свои позиции *E. volhynica*.

В заключение выражаю искреннюю признательность А. И. Поярковой за полезные советы и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Вісюліна О. Д. (1950). Визначник рослин УРСР. — Вісюліна О. Д. (1965). Визначник рослин України. 2-е изд. — Гейдеман Т. С. (1954). Определитель растений Молдавской ССР. — Клоков М. В. (1955). Род — Молочай — *Euphorbia* L. Флора УРСР, 7 : 130. — Кузманов Б. А. (1963). Таксономично проучване на видовете от род *Euphorbia* L., разпространени в България. Изв. Бот. инст. Бълг. АН, 12 : 101—186. — Малеев В. П. (1953). Род — Молочай — *Euphorbia* L. Флора Крыма, 2, 3 : 46—71. — Проханов Я. И. (1933). Систематический обзор молочаев Средней Азии. — Проханов Я. И. (1949). Род 856. Молочай — *Euphorbia* L. Флора СССР, 14 : 304—495. —Тамамшян С. Г. (1962). Род — Молочай — *Euphorbia* L. Флора Кавказа, 6 : 85. — Arvat A., E. Nyárády. (1935). *Euphorbia valdevillosocarpa* Arvat et Nyárády, o nouă *Euphorbia* din Basarabia. Bul. Grăd. Bot. Cluj, 15 : 190. — Beck Mannagetta G. (1892). Flora von Noeder-Osterreich, 2 : 548. — Besser W. (1822). Enumeratio plantarum Volhyniae, Podoliae, gub. Kiiov. et Bessarabiae Cis-tyraicae etc. — Bieberstein M. (1808, 1819). Flora taurico-caucasica, 1, 3. — Boissier E. (1879). Flora orientalis, 4. — Gmelin C. C. (1806). Flora Badensis alsatica.., 2. — Gresescu D. (1898). Conspectul florei Românieі. — Hegi G. (1925). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5(1) : 148. — Kerner A. (1884). Schedae ad floram exsiccatam Austro-Hungaricam, 3 : 60. — Koch W. (1837). Synopsis Florae Germanicae et Helveticae, 1. — Kouzmanov B. (1964). On the origin of *Euphorbia* subg. *Esula* in Europe (*Euphorbiaceae*). Blumea, 12, 2 : 369. — Ledebour C. F. (1850). Flora Rossica, 3 (2) : 564. — Linne C. (1799). Species plantarum 2, 2 : 909. 4 Ed. — Prodan I. (1953). *Euphorbia* L. Flora R. P. R., 2 : 842—852. — Szafer W., S. Kulczyński, B. Pawłoski. (1924). Rośline Polskie. — Tutin T. G. (1968). *Euphorbia* L. Flora Europaea, 2 : 217. — Waldstein F., P. Kitaibel. (1802). Descriptiones et icones plantarum rariorum. Hungariae, 1 : 97.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 VII 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 01 : 58 : 8 (476)

БИБЛИОГРАФИЯ БОТАНИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ ПО БЕЛОРУССИИ

D. V. LEBEDEV. BIBLIOGRAPHY OF BOTANICAL LITERATURE OF BELORUSSIA

В последнее время вышел в свет ряд региональных библиографических указателей по ботанике, представляющих значительную справочную ценность. К их числу относится и указатель литературы по флоре и растительности Белоруссии, составленный и изданный совместными усилиями Фундаментальной библиотеки им. Якуба Коласа АН БССР и Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества.[1] Эта библиография охватывает целое пятидесятилетие (1919—1968 гг.), а на последующие годы запланирован систематический учет текущей литературы в форме ежегодников, два из которых (за 1969 и 1970 гг.) уже опубликованы.[2]

Эти указатели, включающие в общей сложности 4870 названий (основной выпуск — 3843, ежегодник 1969 г. — 449 и ежегодник 1970 г. — 578), заслуживают рецензирования, тем более что на их опыте можно рассмотреть некоторые общие вопросы ботанической библиографии.

В указателе литературы 1919—1968 гг. вслед за небольшим введением помещен краткий исторический очерк исследований флоры и растительности Белоруссии, написанный И. Д. Юркевичем и В. С. Гельтманом. Затем идет библиографический материал, систематизированный по следующим разделам: 1) История и задачи исследований флоры и растительности Белоруссии, Общие вопросы народнохозяйственного освоения растительных ресурсов; 2) Научно-исследовательские учреждения, Учебные заведения, Общества, Совещания и конференции; 3) Персоналия; 4) Природа Белоруссии, Естественноисторическое районирование, Ландшафтоведение, Картографирование растительности; 5) Ботаническая география (с подразделами: а) История флоры и растительности, Спорово-пыльцевой анализ; б) Характеристика растительного покрова в целом и отдельных районов Белоруссии; в) Современное распространение отдельных видов и сообществ, Фитохорология); 6) Флора и ее использование (с подразделами: а) Флоры, Определители растений, Флористическая характеристика отдельных районов Белоруссии; б) Систематика и характеристика отдельных видов растений; в) Полезные и вредные растения; г) Бриофлора; д) Лихенофлора; е) Альгофлора и водная растительность; ж) Микология и фитопатология; з) Микрофлора); 7) Анатомия и морфология растений; 8) Экология растений; 9) Физиологическое изучение растений; 10) Биохимическое изучение растений; 11) Фенология, Сезонное развитие растений; 12) Интродукция и акклиматизация растений; 13) Лесная растительность; 14) Лесоразведение, Хозяйственное использование лесов; 15) Учет лесных ресурсов; 16) Болотная и луговая растительность; 17) Озеленение и цветоводство; 18) Охрана природы; 19) Научно-популярная и учебная литература по флоре и растительности; 20) Библиография и рецензии.

---

[1] Л. А. Осипчик и В. С. Гельтман. Советская литература по флоре и растительности Белоруссии. Библиография 1919—1968 гг. Научный редактор И. Д. Юркевич. Минск, 1970. 434 с. (АН БССР. Фундаментальная библиотека им. Я. Коласа. ВБО. Белорусское отделение). Тираж 500 экз. Ц. 1 р. 11 к. Отпечатано на ротапринте.

[2] Л. А. Осипчик. Советская литература по флоре и растительности Белоруссии. Библиографический указатель за 1969 г. Научный редактор В. С. Гельтман. Минск, 1970. 67 с. (АН БССР. Фундаментальная библиотека им. Я. Коласа). Тираж 300 экз. Ц. 22 к. Отпечатано на ротапринте.

Л. А. Осипчик. Советская литература по флоре и растительности Белоруссии. Библиографический указатель за 1970 г. Научный редактор В. С. Гельтман. Минск, 1971. 90 с. (АН БССР. Фундаментальная библиотека им. Я. Коласа. ВБО. Белорусское отделение). Тираж 550 экз. Ц. 18 к. Отпечатано на ротапринте.

Ряд перечисленных разделов и подразделов делится в свою очередь на подчиненные им рубрики, приводить которые нет необходимости. Сообщенного вполне достаточно для того, чтобы дать представление о структуре указателя и о том, что составители не ограничились ботанической литературой в узком смысле слова, а привлекли обширные материалы по «экономической ботанике», по прикладным аспектам изучения растительных ресурсов, по их народнохозяйственному использованию.

С небольшими изменениями приведенная схема принята и в ежегодниках, хотя в выпуске 1969 г. почему-то допущена перестановка некоторых ее частей.

Внутри каждой рубрики материал расположен в алфавите авторов (работы одного и того же автора — в алфавите заглавий). Все описания работ пронумерованы. Почти никаких критических замечаний по поводу самих описаний, в некоторых случаях сопровождаемых аннотациями, высказать нельзя: они точны, однотипны и составлены в соответствии с существующими библиографическими правилами. С этой точки зрения указатель можно считать образцовым.

Завершается книга двумя вспомогательными указателями: именным и географических названий. Ссылки в указателях даются на номера описаний.

Нет, по-видимому, смысла обсуждать схему классификации, разработанную авторами библиографии. В любом случае такая схема всегда несколько условна и субъективна. Самое главное для человека, обращающегося к библиографическому справочнику, заключается в том, чтобы был достаточно последовательно выдержан принцип классификации, чтобы каждая описываемая работа по возможности однозначно укладывалась в схему, чтобы ее легко было найти. Если же однозначность решения в отношении каких-то публикаций невозможна, требуется применение системы отсылок. Эту систему составители используют достаточно широко.

Однако нельзя сказать, что материал библиографии систематизирован достаточно четко. Можно было бы указать на ряд ошибок и неясностей в этом отношении, но мы ограничимся лишь несколькими примерами. Так, разделы известной сводки «Растительный покров СССР», посвященные лесам, помещены в рубрику «Характеристика растительного покрова» (№№ 456—458, 460), а раздел, посвященный болотам, — в рубрику «Болотная и луговая растительность» (№ 3292). Неясно почему «Деревья и кустарники СССР» (№ 1751) отнесены к рубрике «Интродукция и акклиматизация растений», а не к «Флорам», если в последний раздел включена брошюра А. А. Новикова «Деревья и кустарники парков и лесов БССР» (№ 533) и другие дендрологические публикации этого автора. Почему к пищевым и кормовым растениям отнесены растения насекомоядные (№№ 615 и 642)?

Но наибольшие сомнения вызывает другой вопрос — какую же литературу собирали авторы, чему посвящена их библиография?

Казалось бы, ответ на поставленный вопрос содержится в самом заглавии книги — «Советская литература по флоре и растительности Белоруссии». На самом же деле в одном переплете фактически объединены два указателя — уже упомянутый и еще один — «Белорусская ботаническая литература», а это, как говорится, два разных сюжета! В такой неоговоренной авторами и, видимо, не вполне осознанной ими «гибридности» указателя и заключается основной источник его недостатков.

Если мы начнем анализировать рецензируемую библиографию, основываясь на ее заглавии, то сразу же обнаружим ряд совершенно необъяснимых пропусков. Раз речь идет о советских литературных источниках по растительному миру Белоруссии, указатель обязательно должен включать и работы более общего характера, посвященные Советскому Союзу в целом или его европейской части, но содержащие материалы, относящиеся к этой республике. Авторы библиографии сплошь и рядом так именно и поступают. Укажем, например, на книгу «Геоботаническое районирование СССР» (№ 241), на «Геоботаническую карту СССР, м. 1 : 4 000 000» (№ 239) и аналитически расписанный пояснительный текст к ней, на книгу Л. И. Савич и К. И. Ладыженской «Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР» (№ 703), на упомянутую выше сводку «Деревья и кустарники СССР» (№ 1751), на справочник А. И. Векслера «Ботанические сады СССР» (№ 1832) и т. д.

Аналогичных примеров можно было бы привести достаточно много. Но еще больше примеров отсутствия работ такого же типа, начиная с пропущенной составителями «Флоры СССР»! Опять-таки ограничимся только несколькими иллюстрациями, тем, что лежит буквально на поверхности: определители высших растений европейской части СССР В. И. Талиева, а затем В. И. Талиева и С. С. Станкова, биобиблиографический словарь С. Ю. Липшица «Русские ботаники», «Сорные растения СССР» в четырех томах, «Каталог растений ископаемой флоры СССР» А. Н. Криштофовича, серия работ М. И. Нейштадта по спорово-пыльцевому анализу (в том числе и его библиографические указатели), «Синезеленые водоросли СССР» А. А. Еленкина и его указатели советской альгологической литературы, вышедшие тома «Флоры споровых растений СССР» и «Определителя пресноводных водорослей СССР» и т. д. и т. п. Этот перечень можно было бы продолжать очень долго. Понять такие пропуски невозможно.

С другой стороны, в библиографию включены работы, явно не относящиеся к ее теме, указанной в заглавии. Таковы многие статьи, учтенные в разделах «Анатомия и морфология растений», «Физиологическое изучение растений» и «Биохимическое изучение растений», но они есть и в других разделах. Укажем

хотя бы на работы, посвященные морфологии листьев тетраплоидной свеклы (№ 1203), количественным показателям клеток меристемы пшеницы (№ 1212), конвергенциям семян и плодов (№ 1213), графическому определению размеров органов растений (№ 1222), новообразованию (?) ядер в клетках стебля желтой акации (№ 1252), особенностям зародышевого мешка земляники при гибридизации (№ 1280), влиянию высоких температур на рост хлореллы (№ 1488), сущности покоя семян (№ 1557), методам определения интенсивности транспирации растений (№ 1590), действию ДНК и колхицина на размножение хлореллы (№ 1609), взаимоотношению хлорофиллов *а* и *б* у этой же водоросли (№ 1625) и др.

Подобные работы встречаются, хотя и реже, и в ежегодниках. Так, в выпуске 1970 г. можно найти статью о методах выделения и очистки пигментов у хвойных (№ 268), о пигментной системе бурых мутантов хлореллы (№ 274) и др.

В известной степени такой подход к отбору материала может быть оправдан только в отношении литературных источников, посвященных физиологическим, морфологическим, генетическим и иным аспектам изучения растений дикорастущей флоры — компонентов естественных фитоценозов. Провести грани, например, между экологическими публикациями, подлежащими безусловному включению в указатель, и физиологическими порой очень трудно, а иногда в этом и нет необходимости. Такие же затруднения могут возникнуть и при разграничении систематических и морфологических исследований и т. д. Но от учета работ, посвященных физиологии, морфологии и генетике сельскохозяйственных растений, следовало решительно отказаться. Кроме того, составители указателя должны были бы четко объяснить критерии отбора материала в предисловии, чтобы у читателей не было тех же недоумений и сомнений, которые возникли у рецензента.

Но и при отмеченных недостатках следует дать общую высокую оценку труду белорусских ботаников. Как бы то ни было, но благодаря их стараниям исследователи растительного мира Белоруссии сейчас, пожалуй, лучше, чем ученые любой другой союзной республики, обеспечены библиографической информацией.

Что же следует пожелать составителям библиографии на будущее?

Прежде всего более четко определить объем отбираемой литературы, ограничив ее только теми работами, объектом которых являются флора и растительность Белоруссии, их народнохозяйственное использование, обогащение и охрана. Необходимо ясно представить себе, что учет всей ботанической литературы, изданной в Белоруссии или написанной на основе исследований, проведенных в белорусских научных учреждениях, — задача совершенно особая; ее нельзя смешивать с той, которую поставили перед собой составители. С нашей точки зрения, она практически менее актуальна, потребность в таком библиографическом указателе ощущается значительно слабее.

Во-вторых, в одном из очередных ежегодников или в виде особого выпуска следует опубликовать дополнительный перечень литературных источников по этой теме, пропущенных в уже изданных библиографических списках.

В-третьих, более строго и последовательно систематизировать учитываемый материал.

В-четвертых, переиздать через некоторое время все выпуски библиографии, сведя их в один том, но выпустить его не таким ничтожным тиражом, из-за которого эта ценная работа стала сразу же недоступной библиографической редкостью.

Выполнение этих пожеланий несомненно будет способствовать улучшению издания, в котором заинтересованы не только белорусские ботаники.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 VII 1971).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : [581.4+581.5 (47+57)

ИВАН ГРИГОРЬЕВИЧ СЕРЕБРЯКОВ И ЕГО ВКЛАД В РАЗВИТИЕ БИОМОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ (К 3-Й ГОДОВЩИНЕ СО ДНЯ СМЕРТИ)

A. A. URANOV AND B. P. STEPANOV. IVAN GRIGORIEVICH SEREBRIAKOV. (1914—1969).

Кончается третий год с той печальной даты, когда после длительной болезни не стало Ивана Григорьевича Серебрякова. Он скончался 18 апреля 1969 г.

Имя Ивана Григорьевича широко известно и ботаникам нашей страны и за рубежом. Широта научной мысли Серебрякова и актуальность вопросов, которые он разрабатывал, отражали его глубокий интерес к живой природе и неиссякаемое трудолюбие.

Вероятно, еще будучи учителем Шацкой средней школы (1931—1935 гг.), И. Г. осознал недостаточность полученного им среднего образования и потому продолжил его сначала на заочном отделении Московского педагогического института, ныне носящего имя В. И. Ленина. Вскоре (в 1935 г.) И. Г. поступил в Московский университет, где нашел широкую и основательную базу для своего научного развития. Здесь он специализировался по двум направлениям: по геоботанике у В. В. Алёхина и по физиологии растений у Д. А. Сабинина. Вспоминая обоих своих университетских наставников, И. Г. впоследствии не раз выражал свое уважение этим ученым, их широте знаний и научной проницательности.

В 1941 г. Иван Григорьевич окончил университет и ушел на войну в числе добровольцев-ополченцев. Но уже в сентябре он был демобилизован по болезни и снят с воинского учета. Таким образом, тяжелый недуг, впоследствии оборвавший его жизнь, преследовал И. Г. в течение всей его последующей деятельности.

В нелегких условиях военного времени, работая сотрудником Ботанического сада Московского университета, И. Г. написал и защитил (1943 г.) кандидатскую диссертацию, оправдав надежды, которые возлагал на него В. В. Алёхин, выдвигая его в аспирантуру. Представляя И. Г. как кандидата в аспиранты, Алёхин писал, что материал, собранный Иваном Григорьевичем еще в студенческие годы, вполне достаточен, чтобы при даровитости автора закончить диссертацию в два года.

В одной из плохо освещенных аудиторий Зоологического музея университета в январе 1943 г., т. е. незадолго до окончательного разгрома фашистских армий в Сталинградской битве, состоялась блестящая защита диссертации «Биология тянь-шаньской ели и типы ее насаждений в Заилийском и Кунгей-Алатау». Немало надо было целеустремленности и непреклонной воли, чтобы в обстановке военных лет, будучи больным человеком, завершить этот значительный исследовательский труд.

Этот эпизод жизни И. Г. очень характерен, потому что таким он был всегда — он всегда считал науку своим главным делом, был уверен, что научное исследование рано или поздно принесет плоды практического значения.

Работа в Ботаническом саду сблизила Ивана Григорьевича с К. И. Мейером и его учениками. Человек широчайших знаний, исследователь по всему складу своей натуры, знаток мировой классической и современной ботанической литературы Мейер при всем многообразии его интересов был прежде всего морфологом. Влияние его на Ивана Григорьевича было несомненно велико. В этом отношении 1941—1943 гг. явились для И. Г. в известной степени переломными, определяющими. Деятельность в роли научного сотрудника Ботанического сада закончилась неожиданно. В 1948 г. он был уволен «как вейсманист, морганист». Без работы И. Г., конечно, не остался, он был приглашен на заведование кафедрой в Городской педагогический институт им. В. П. Потемкина, где и проработал 12 лет. Педагогическая деятельность всегда привлекала И. Г., и он не оставлял ее фактически никогда. С 1943 г. он вел летнюю полевую практику со студентами и читал специальный курс «Морфология вегетативных органов высших растений» при кафедре

геоботаники Московского университета. Из этого курса и выросла впоследствии его известная монография,[1] которая стала основой докторской диссертации.

Возглавив кафедру, И. Г. получил возможность не только широко развернуть исследовательскую работу, но и положить основание собственной научной школе. Одна за другой завершаются под его руководством диссертации его учеников, развивающие два взаимодополняющие направления его научно-теоретической мысли.

С 1944 по 1955 г. Иван Григорьевич очень много путешествовал, побывав в экспедициях на Таймыре, Приполярном Урале, в Хибинах, в Казахстане, посетив места работы своих аспирантов: на Сев. Двине, в низовьях Дона, в Курских степях, на лесных полосах трассы Камышин—Волгоград, в пустыне Каракум, на Тянь-Шане, в Крыму. В 1954 г. И. Г. участвовал в работе 8-го Международного ботанического конгресса в Париже и в экскурсии в Тропическую Африку.

В 1960 г. произошло слияние Московского городского педагогического института им. В. П. Потемкина с Государственным педагогическим институтом им. В. Л. Ленина. Ботанические коллективы этих институтов, имея общие интересы, слились безболезненно; они, собственно, дополнили друг друга и составили единый коллектив с общими педагогическими задачами, с большим опытом преподавания и взаимным пониманием научных интересов. Важным фактором, благоприятствовавшим развитию научной работы И. Г. в новых условиях, было то, что после слияния двух кафедр Министерство просвещения РСФСР установило ежегодный прием 4—5 аспирантов ботанического профиля. Это дало возможность И. Г. развивать и дальше свою научную деятельность, продолжать создание школы учеников.

Если снятие с военного учета в первый год войны было грозным предупреждением, то первый поистине трагический удар последовал в 1956 г., когда у И. Г. начался ревмокардит, а за ним последовал левосторонний паралич, который так и не удалось излечить до конца жизни. Опасность, грозившая И. Г., сознавалась им и раньше, тем не менее он работал всегда в полную силу и как преподаватель вуза, и как исследователь.

Катастрофу 1956 года удалось пережить, хотя не раз положение казалось безнадежным. Перед болезнью И. Г. уже работал над второй своей монографией,[2] а когда необычайным напряжением воли ему удалось добиться частичного восстановления подвижности руки и ноги и он хотел вернуться к работе, последовала реакция, осознание того, что силы уже подорваны и многое ему уже трудно. Большая заслуга ближайших друзей, и в первую очередь его жены и самого близкого друга Т. И. Серебряковой, в том, что они помогли Ивану Григорьевичу преодолеть сознание своей обреченности. Уже через год (1957 г.) он сделал разведку, выехав в Курскую степь, а позднее совершил ряд поездок па Кавказ, в Таджикистан. Но самое важное, что к нему быстро вернулась творческая инициатива, интерес к ученикам и присущая ему, как руководителю, чрезвычайная требовательность к ним. В дальнейшем болезнь медленно прогрессировала. Он чаще чувствовал недомогание, не всегда мог принять участие в кафедральных собраниях, реже бывал на кафедре, но вплоть до 1968 г. регулярно читал лекции и руководил аспирантами. Еще в начале 1968/69 учебного года И. Г. сделал попытку чтения курса морфологии и анатомии растений, но продолжать его уже не мог. Этот учебный год стал последним в его научно-педагогической биографии...

И. Г. оставил большое научное наследие — более 60 печатных работ,[3] среди которых две монографии, почти сразу же после выхода их в свет ставшие библиографической редкостью.

Первые работы И. Г. проведены на стыке геоботаники, морфологии и экологии растений. Редкое сочетание углубленного интереса к отдельному растению (вплоть до физиологического уровня) и одновременно ко всей совокупности растений, слагающих фитоценоз, характерно для всего творчества И. Г.

Можно выделить два основных направления в исследованиях И. Г. Серебрякова: ритм сезонного развития растений и жизненные формы растений в их историческом и онтогенетическом развитии. Каждое из этих направлений развивалось им и вширь и вглубь; с одной стороны, предпринимались исследования для возможно большего охвата различных, в первую очередь зональных, типов растительности, с другой — проводились экспериментальные работы для проникновения в самую суть наблюдаемых явлений.

Начало первому направлению положила работа «О ритме сезонного развития растений Подмосковных лесов» (1947 г.), намечавшая обширную программу углубленных исследований по предложенной автором оригинальной методике. Для после-

---

[1] И. Г. Серебряков. Морфология вегетативных органов высших растений. Изд. «Советская наука», 1952 г.

[2] И. Г. Серебряков. Экологическая морфология растений. Изд. «Высшая школа», 1962 г.

[3] Список работ опубликован в «Бюллетене московского общества испытателей природы» (отд. биологии, т. 75, вып. 1, 1970). В нем недостает только работы «Ритмы сезонного развития растений от арктических тундр до пустынь Средней Азии», опубликованной в Тезисах докладов советской делегации на 8-м Международном ботаническом конгрессе, а также в трудах конгресса (International Botanical Congress 8th, Paris, 1954).

довавшего за этой работой ряда исследований ритма сезонного развития растений характерна ориентация не на отдельные виды, а на типичные для изучаемой территории фитоценозы. В результате были получены характеристики ритма сезонного развития растений ряда типов растительности — от хибинских и таймырских тундр до пустынь Средней Азии, накоплен уникальный географический материал, которым определяется представление о связи типов ритма сезонного развития растений с зональными, экологическими и фитоценотическими условиями.

Дальнейшим развитием этого направления явился переход к оценке явлений ритма сезонного развития растений в свете флорогенетических данных. С этой целью под руководством И. Г. выполнены исследования реликтовых третичных лесных формаций Колхиды, Южного Приморья и некоторых других районов нашей страны.

Очень рано, еще в 1948—1949 гг., Иван Григорьевич опубликовал редкое по глубине исследование, посвященное взаимосвязи и взаимозависимости формы и функции у растений («Структура и ритм в жизни цветковых растений»). В дальнейшем он, подводя некоторые итоги, очень много внимания уделил выяснению соотношения внешних и внутренних факторов в годичном ритме развития растений (1966 г.) и пришел к мысли о первенствующем значении эндогенного ритма, т. е. к той концепции, которая завоевывает все более широкое признание.

Исследования И. Г. и проводившиеся под его руководством работы характеризуются очень широким охватом разнообразных биологических и морфологических признаков растений в пределах ценоза. Разработанная им методика предусматривает сбор материалов по побегообразованию, способам возобновления и вегетативного размножения растений, т. е. основных данных для характеристики жизненных форм растений не только в их статике, но и в сезонной периодичности.

Обширный материал по ритмам сезонного развития растений в дальнейшем был дополнен рядом исследований по становлению жизненной формы в онтогенезе растений. Этот интереснейший материал был проанализирован Иваном Григорьевичем в свете данных мировой литературы и обобщен в монографии «Экологическая морфология растений» (1962 г.). Автором создан опыт филогенетической системы жизненных форм древесных и полудревесных растений и дана предварительная классификация жизненных форм травянистых растений; вместо общеизвестной схемы эволюции от древесных форм к травянистым предложена подкупающая своей биологичностью схема филогенетических отношений основных групп жизненных форм покрытосемянных, содержащая ряды параллельной изменчивости жизненных форм, более полно отражающая их многообразие и многообразие путей их эволюции.

Созданное на базе обработки и анализа обширного фактического материала обобщение И. Г. Серебрякова все же отражало лишь общие закономерности эволюции жизненных форм и тем самым выдвигало новую задачу изучения становления жизненных форм в конкретных эволюционных рядах. Работы этого нового цикла потребовали разработки оригинального морфологического метода, который развивался под руководством И. Г. и продолжает разрабатываться в исследованиях его учеников.

Диапазон научных интересов И. Г. был необычайно широк, но все направления его исследовательской работы можно определить, пожалуй, одним словом — биоморфология. Как и всякое крупное в науке продвижение вперед, его творчество поставило много новых вопросов. Ни одно из развивавшихся им направлений нельзя считать исчерпанным: статистика ритмов сезонного развития растений, природа ритмичности, морфогенез жизненных форм в конкретных таксонах, статистика жизненных форм в различных зональных и других типах растительности, систематика жизненных форм — в каждом из этих направлений И. Г. проделал значительную работу, освещающую пути дальнейших исследований.

Теоретическая значимость исследований любого биолога определяется его вкладом в понимание эволюционных явлений, и с этой стороны научное наследие Ивана Григорьевича Серебрякова представляет исключительную ценность.

А. А. Уранов и *Б. П. Степанов.*

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина.

(Получено 24 IV 1970).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 : 910.4 (235.211)

И. Т. Васильченко

К 100-ЛЕТИЮ ПУТЕШЕСТВИЯ А. П. и О. А. ФЕДЧЕНКО ПО СЕВЕРНОЙ ОКРАИНЕ ПАМИРА

I. T. VASILCHENKO. TO THE 100TH ANNIVERSARY OF THE JOURNEY OF A. P. AND O. A. FEDCHENKO ALONG THE NORTHERN REGIONS OF PAMIRS

В 1871 г. отважные исследователи Алексей Павлович Федченко (1844—1873) и его жена Ольга Александровна Федченко (1845—1921) совершили замечательное путешествие в Кокандское ханство, территория которого в то время охватывала всю Фергану (восточнее г. Ходжента — ныне Ленинабад) с прилегающими горными районами (на юге вплоть до Каратегина и Заалайского хребта). Главной целью этого путешествия являлось всестороннее изучение природы Алая, т. е. области Алайского хребта и лежащих к югу от него местностей (территорий Памира).

В то уже далекое от нас время эти области представляли собою в буквальном смысле «terra incognita». А. П. писал, что поверхность луны была лучше известна, чем эти места. Новое, неизвестное неудержимо влекло к себе пытливые умы исследователей, несмотря на большой риск, с которым было связано это путешествие. «Нам предстояло странствовать, — писал А. П. Федченко (1950 : 190),[1] — вдали от русских владений, в стране совершенно неизвестной». Многое здесь зависело от того, как встретит население Кокандского ханства и его правители наших исследователей. И хотя А. П. имел соответствующее письмо от туркестанского генерал-губернатора К. П. Кауфмана к правителю Кокандского ханства Худояр-хану, тем не менее никакой уверенности в положительном отношении к предполагавшейся экспедиции Худояр-хана и местного населения у А. П. и О. А. Федченко не было.

Но наши натуралисты не преследовали каких-либо военных целей и верили в то, что они сумеют завоевать симпатии народа Кокандского ханства. Ярким показателем этого явилось поэтому то, что наши путешественники не позаботились о вооружении своего отряда — у них имелись лишь охотничьи ружья да пара револьверов. «Этот запас оружия, — писал А. П. (цит. соч. : 197), — был бы недостаточен во всякой другой неевропейской стране, но он оказался даже излишним в среде миролюбивого народа Кокандского ханства».

2 июня 1871 г. экспедиция в составе А. П. и О. А. Федченко, переводчика (прапорщика Нурекина) и конвоя из 6 казаков (взятого согласно местным обычаям «для поддержания авторитета») выступила из Ташкента и 6 июня пересекла границу Кокандского ханства у сел. Махрам. Здесь произошла первая встреча А. П. и О. А. с кокандцами. А. П. с удовольствием описывал эту встречу. Для русских гостей близ Махрама было приготовлено угощение, собралась масса народу. «Всюду слышались разговоры, — писал А. П., — замечания, догадки, но грубости — ни единой... на недостаток предупредительности и любезности жаловаться было нельзя» (цит. соч. : 230). Так было и в течение всего их путешествия, за исключением отдельных мелких недоразумений, неизбежных в столь трудном и продолжительном пути. Население Кокандского ханства (узбеки, киргизы, таджики) быстро распознало, что в лице А. П. и О. А. к ним прибыли люди высокой и открытой души, друзья и доброжелатели, уважающие «простой» народ, люди больших знаний, стремящиеся по мере своих сил и возможностей помочь людям.

12 июня 1871 г. А. П. как руководитель экспедиции был принят в Коканде Худояр-ханом. Прием был торжественный, хотя и короткий. Ознакомившись с целями экспедиции, правитель Коканда, как писал А. П., только поклонился и произнес «якши», что означало полное согласие Худояр-хана с планами наших путешествен-

[1] Здесь и далее цитаты приведены из труда А. П. Федченко «Путешествие в Туркестан», изданного Географгизом в 1950 г.

ников. Аудиенция у хана быстро закончилась, А. П. вывели под руки из приемной хана и вручили подарки, в частности, согласно местному обычаю, его облачили в парчовый халат, в котором он, похожий на русского священнослужителя, и проследовал в свою резиденцию. После непродолжительных сборов экспедиция 17 июня выступила из Коканда, сопровождаемая конвоем из местных конников (джигитов).

Худояр-хан не ограничился, однако, этим, а выдал А. П. свое именное предписание, скрепленное государственной печатью. Вот текст предписания в переводе на русский язык (цит. соч.: 256). «Правителям, аминам, серкерам и другим начальствующим лицам округов: Маргляна, Андижана, Шаарихапы, Аравана и Булакбаши, и городов Оша, Учкургана, Чемиана, Соха, Исфары, Чарку и Воруха да будет известен сей высочайший приказ: шесть человек русских, и в их числе одна женщина, с семью служителями едут видеть гористые страны, почему повелевается,



Рис. 1. Алексей Павлович Федченко.



Рис. 2. Ольга Александровна Федченко.

чтобы в каждом округе и в каждом месте их принимали, как гостей, и чтобы никто из кочевников (киргизов, — *И. В.*) и сартов (оседлого населения узбеков, — *И. В.*) их не трогал, и чтобы упомянутые русские совершили свое путешествие весело и спокойно. Это должно быть выполнено беспрекословно».

Первый маршрут А. П. и О. А. проходил по долине р. Исфары к кишлаку Ворух и далее к леднику, спускающемуся с Туркестанского хребта и названному А. П. Федченко именем известного геолога и путешественника Г. Е. Шуровского. Возвратившись в Ворух, экспедиция направилась в Сох, а оттуда в Шахимардан. Из Шахимардана А. П. и О. А. выехали 8 июля на юг — к перевалу Алайского хребта Кара-Козук, но на самый перевал попасть им не удалось. Возвратившись в Шахимардан, наши путешественники выехали на северо-восток в кишлак Вадиль близ Ферганы, а затем в Учкурган, который явился исходным пунктом для главного маршрута А. П. и О. А. — на Алай к Памиру.

17 июля 1871 г. экспедиция вышла из Учкургана на юг (отправив излишнее имущество в г. Ош). 20 июля 1871 г. они поднялись на перевал Тенгиз-Бай (на Алайском хребте). «Вид с перевала, — писал А. П. (цит. соч.: 355), — заставил нас остановиться: перед нами открылась панорама исполинских снеговых гор. Горы эти, впрочем, не все были видны с перевала. Ближайшие гряды отчасти закрывали их. Между тем мне хотелось видеть возможно более; перед нами была местность, едва известная по имени Алай, а что лежало дальше за нею — было никому неизвестно». Поднявшись на высокую горку, возвышавшуюся над перевалом, А. П. увидел, наконец, необозримую снежную цепь вершин Заалайского хребта, «линию снеговых громад». Среди снежных исполинов Заалая А. П. выделил одну вершину (получившую позднее название пика Ленина), достигавшую по его соображениям (без каких-либо инструментальных измерений) 25 000 футов (около 7490 м). Удивительно, что эта цифра довольно точно совпала с данными позднейшего инструментального измерения пика Ленина (7127 м).

Спустившись вниз, наши путешественники прибыли в кишлак Дарауткурган, расположенный в западной части Алайской долины. И сзади и спереди перед ними возвышались теперь могучие горные хребты Алайской горной страны — Алайский на севере и еще более могучий Заалайский на юге.

«На севере, —писал А. П. (цит. соч.: 356) — тоже были горы, близкие, ясно видимые, но глаза мои редко обращались в ту сторону, они настойчиво глядели на юг, чаруемые грандиозностью панорамы и полной неизвестностью, что там находится. Массивный снеговой хребет, как стена, протягивался передо мною на расстоянии каких-нибудь 30 верст. Я тогда еще не предчувствовал, что эти горы сделаются для меня действительно стеной, за которой я ничего не увижу; я спешил вниз (в долину Алая), чтобы проникнуть в эти горы, и мечтал, что дойду до тех мест, где фантазия туземцев помещает „Крышу мира“ (Бами-Дунеа). Увы, не подозревал я, что велениями киргизского полковника (Измаила-токсабы — главы алайских киргизов, — *И. В.*) мне суждено будет ограничиться созерцанием только края „Крыши мира“. Без грусти я до сих пор не могу вспомнить о тех разочарованиях, которые мне пришлось испытать в Алае. Но что же делать? Остается ожидать, что если не увижу сам, то от других узнаю, что таится за этими горами». Здесь же А. П. отмечает, что поход на Памир, даже если бы он и состоялся, был бы делом большого риска и вряд ли завершился бы благополучно. «Как могли мы итти, — писал он (цит. соч.: 376) — на несколько дней в пустынную местность, не имея запасов ни фуража, ни провианта (того, что было с нами, нам не хватило и на обратный путь из Алая, мы два дня голодали)».

Теперь мы, хорошо зная Памир, можем с уверенностью сказать, что если бы А. П. и О. А. и пересекли Заалайский хребет — хотя бы в самом удобном месте — через перевал Кзыл-Арт — их ожидали бы страшные испытания и, возможно, гибель. За перевалом Кзыл-Арт, как известно, тянется совершенно бесплодная каменистая высокогорная пустыня, окружающая суровое озеро Каракуль с непригодной для питья водой, расположенное на высоте около 4000 м и страшная «Долина смерти» — Маркан-Су, о которой с ужасом говорили старые люди, водившие караваны через Памир, и все те, кому приходилось попасть в эти «забытые богом» места (в то время, конечно).

И. В. Мушкетов в 1877 г. через перевал Кзыл-Арт вышел на Памир в районе оз. Каракуль. И он был поражен дикостью и удручающей бесплодностью этих мест, какой-то особой удушающей атмосферой гнета и страха, охватывающей здесь человека. «Все эти горные долины буквально лишены какой бы то ни было растительности ... камни, камни и снег ... было что-то давящее, безысходное в этой ужасной пустыне, хотелось бежать от нее» (Мушкетов, 1878: 49). Мушкетов поспешил осмотреть лишь оз. Каракуль, чтобы поскорее выбраться оттуда. Смогли ли бы выбраться оттуда А. П. и О. А. Федченко, неизвестно, вероятно, нет.

Но и то, что наблюдал А. П. из долины Алая (и те данные, которые он здесь получил), явилось крупнейшим вкладом в географию этого края и, в частности, северной окраины Памира. А. П. открыл и описал Заалайский хребет и его высочайшую вершину, позже названную пиком Ленина. Он собрал сведения о перевалах, ведущих на Памир, в частности о перевале Кзыл-Арт, через который в настоящее время проходит известная автотрасса Ош—Мургаб—Хорог. Автотрасса эта прошла по древнему караванному пути через Памир, пути, который Марко-Поло смог преодолеть лишь за 12 суток и который теперь преодолевается автомашинами за 2 дня (с ночевкой в Мургабе). Кроме того, А. П. путем расспросов собрал сведения о местностях, лежащих к югу от Заалайского хребта, и для своего времени довольно точно изучил географическое положение ряда местностей (Каратегина, Вахша, Дарваза, Шугнана и др.), отразив это на составленной им карте Кокандского ханства и верховьев Амударьи.

Уже 10 декабря 1871 г. А. П. Федченко, едва возвратившись из Алайской экспедиции, выступил с докладом о своем путешествии в Кокандское ханство (см. Изв. Русск. географ. общ., т. 8, 1872 г.) на заседании отделения математической и физической географии, состоявшемся под председательством П. П. Семенова. В журнале заседаний отделения записано: «Прекрасная карта южной части Кокандского ханства и окрестных владений, начерченная на доске и составленная в 10-верстном масштабе, на основании последних съемок, собственных маршрутов г. Федченко и его расспросных сведений, возбудила всеобщее внимание новизною представляемых ею данных и теми изменениями, которые она вносит в прежние карты. Чтение сопровождалось также показыванием рисунков и эскизов, художественно выполненных с натуры госпожою О. А. Федченко. Из них особенное внимание обратило на себя изображение долины Алая — крайнего южного пункта в путешествии г. Федченко» (цит. соч.: 5). Здесь следует сказать, что помимо художественных работ О. А. Федченко усиленно занималась сбором растений. Известно, что во время своего путешествия в Туркестан она собрала 1527 видов высших растений,[1] т. е. около четверти всего видового состава флоры этого края! О. А. также помогала Алексею Павловичу в коллекционировании зоологических объектов и вообще во всех его занятиях в экспедиции, чем в высокой степени способствовала успеху всего путешествия.

А. П. Федченко был исключительно одаренным ученым, обладавшим широкими

---

[1] Растения, собранные О. А. Федченко, хранятся в гербариях Москвы (университет), Ленинграда (Ботанический институт АН СССР) и Ташкента (университет).

и разносторонними сведениями в области естественных, да и не только естественных наук. Поэтому он провел во время своей Туркестанской экспедиции огромное количество наблюдений и собрал обширные коллекции (в особенности зоологические, в частности энтомологические). В его «Путешествии в Туркестан» мы находим массу интересных сведений не только по зоологии, но и по геологии, географии, гидрографии, гляциологии, климатологии, сельскому хозяйству, истории края, об его промышленности и даже по этнографии, антропологии и медицине. Стоит только вспомнить глубокое изучение А. П. ришты — паразитического червя, заражавшего водоемы в Туркестане. А. П. не только исследовал биологию этого опасного для человека паразита, но и предложил меры борьбы с ним. Однако победа над риштой оказалась возможной лишь много позднее в условиях социалистического строя. Немалая доля славы за эту победу падает на А. П. Федченко, заложившего научные основы борьбы с риштой. Известно также, что А. П. и О. А. Федченко оказывали местному населению посильную медицинскую помощь, причем О. А. вела эту работу среди женщин.

И этими огромными знаниями А. П. обладал, будучи еще совсем молодым человеком (экспедицию в Туркестан 1869—1871 гг. он совершил в возрасте 25—27 лет!).

И. В. Мушкетов (1915 : 326) писал, что А. П. Федченко «собрал в сравнительно непродолжительное время такой громадный материал, произвел столько любопытных и разносторонних наблюдений, что ему по праву принадлежит первое место в ряду многочисленных исследователей Туркестана новейшего времени».

ЛИТЕРАТУРА

Гвоздецкий Н. А. (1968). Памир. — Иванов Д. Л. (1924). Из личных воспоминаний об Ольге Александровне Федченко. Изв. Главн. бот. сада РСФСР, 23, 2. — Кнорринг О. Э. (1924). Памяти Ольги Александровны Федченко. Изв. Главн. бот. сада РСФСР, 23. — Леонов Н. (1954). Впервые в Алай. Путешествие А. П. Федченко в 1871 г. — Мушкетов И. В. (1878). Краткий отчет о Путешествии на Алай и Памир в 1877 г. Отчет Русск. геогр. общ., 12. — Мушкетов И. В. (1915). Туркестан. Изд. 2-е. — Федченко А. П. (1878) Из Кокана (сведения о путешествии по Коканскому ханству в 1871 г.) — Федченко А. П. (1950) Путешествие в Туркестан. — Федченко Б. А. (1924). К биографии О. А. Федченко. Изв. Главн. бот. сада РСФСР, 23, 2. — Федченко О. А. (1902). Список растений, собранных в Туркестане в 1869, 1870 и 1971 гг. Изв. Общ. любителей естествозн., антропол. и этногр., CIII.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 V 1971).

УДК 58 : 006.9 : 58 : 006.16 : 006.12 : 001 (477)

БОТАНИЧЕСКИЙ МУЗЕЙ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ им. Н. Г. ХОЛОДНОГО АН УССР (К 50-ЛЕТИЮ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ АН УССР)

С 1 рисунком

D. N. DOBROCHAEVA, B. V. ZAVERUKHA AND L. M. SIPAILOVA.
BOTANICAL MUSEUM OF THE N. G. KHOLODNY INSTITUTE OF BOTANY OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE UKRAINIAN S. S. R. (TO THE 50TH ANNIVERSARY OF THE INSTITUTE)

В 1921 г. в составе Академии наук Украинской ССР был основан Ботанический кабинет и Гербарий — учреждение, впоследствии выросшее в Институт ботаники АН УССР.

С самого начала перед Ботаническим кабинетом была поставлена задача создать Ботанический музей и Гербарий высших и низших растений. Поскольку организация музея требует много средств, а их в то время не было, на первых порах все внимание уделялось созданию гербария. Но вместе с тем сотрудники Ботанического кабинета и Гербария (А. В. Фомин, Д. К. Зеров, П. Ф. Оксиюк, А. Н. Окснер, Н. М. Пидопличко, А. С. Лазаренко и др.) собирали материал и для будущей экспозиции Ботанического музея. К 10-летию Института ботаники, в 1931 г., в Ботаническом музее, входившем в состав отдела высших растений, экспонировались гербарные образцы ряда видов высших растений и плодовые тела грибов Украины, плоды, семена и целые шишки некоторых экзотических растений и другие материалы.

Музей получил тогда под экспозицию один зал площадью 260 м² в здании Института ботаники по ул. Репина, 4, где разместил все собранные за десятилетие экспонаты.

Экспозиция музея периодически обновлялась, дополнялась новыми сборами, но не расширялась из-за отсутствия надлежащего помещения. Она была создана без единого плана или принципа. Большей частью экспонировались случайные мате-

риалы, например соцветие ферулы, орехи кокосовой и сейшельской пальмы, гербарные листы некоторых эндемичных и реликтовых растений украинской флоры, образцы некоторых полезных растений и др.

В 1966 г. по инициативе президента АН УССР Б. Е. Патона начинается строительство по существу совершенно нового Ботанического музея, который был оставлен в составе Института ботаники АН УССР, но в то же время вошел в экспозиционно-территориальный комплекс Центрального научно-природоведческого музея АН УССР, состоящего из геологического, палеонтологического, зоологического, ботанического и археологического музеев, подчиненных соответствующим институтам АН УССР на правах их отделов.

Под экспозиции и фонды музеев отведено одно из главных зданий Академии наук (по ул. Ленина д. 15), которое является архитектурным памятником Киева (работа известного архитектора — П. Ф. Алешина).

Ботанический музей в течение 1967—1970 гг. получил под экспозиции все помещения пятого этажа этого дома, общей площадью 1400 м². С января 1967 г. коллектив музея приступил к разработке и созданию экспозиций.

Необходимо было заново начинать планомерный сбор материалов, разработку основных принципов и проектов экспозиций музея, создавать сами экспозиции. Изучив и проанализировав все возможные принципы и методы создания экспозиций ботанических музеев — систематический, фитоценотический, экологический, зональный, исторический, принцип практического использования растений и другие, — коллектив музея, а затем и Ученый совет Института ботаники АН УССР единодушно пришли к выводу, что наиболее полной и всесторонней будет экспозиция, созданная по принципу флористического зонально-регионального показа растительного мира. Этот принцип наиболее полно раскрывает общие закономерности распределения флор и растительных группировок на нашей планете. Он обеспечивает единство и целостность содержания экспозиции: каждый экспонат при этом выступает как элемент сложного естественного комплекса, а флора и растительность представляются в тесной взаимосвязи и неразрывном единстве с условиями существования. При этом раскрывается их динамика, прошлое и историческое развитие.

Согласно планам, утвержденным Ученым советом Института ботаники АН УССР и Музейным советом Центрального научно-природоведческого музея, Ботанический музей после окончательного завершения работ будет содержать такие основные разделы экспозиций: 1. Растительный мир Украины, 2. Ботаническая наука на Украине, 3. Растительный мир Советского Союза, 4. Растительный мир земного шара, 5. Система и эволюция растительного мира, 6. Растения в жизни человека.

Разработав общий план построения экспозиции, а также план создания каждой витрины, стенда, диорамы, коллектив музея далее решал методические вопросы экспонирования самих объектов. Мы исходили из того, что основную научную и познавательную ценность в экспозиции любого музея естественного профиля должны играть натуральные экспонаты. Мы приняли метод объемной сушки и широкого объемного показа растений во всех разделах экспозиции с сохранением формы и цвета стеблей, листьев, соцветий, цветков растений. Однако натуральные экспонаты даже в объемном виде не всегда надлежащим образом воспринимаются посетителями. Поэтому мы максимально использовали принцип комбинирования натуральных экспонатов с цветными картинами природы, картами ареалов, схемами распределения растений, оригинальными цветными и черно-белыми фотографиями и другими элементами экспозиции.

Приведем пример. В настоящее время в фондах музея имеются орехи кокосовой пальмы и продукты, которые из них получают. При создании новой экспозиции мы планируем применить принцип комбинированного показа растения. Натуральные объекты, в данном случае орехи кокосовой пальмы, продукты из них, лист этого вида пальмы и отрезки ее ствола мы планируем показать на фоне большой цветной картины естественного произрастания пальмы на берегу океана. Здесь же экспонируется цветная схематическая карта распространения пальмы, рисунок разреза кокосового ореха, две-три фотографии, где зафиксирован процесс их переработки. Все это сопровождается соответствующим пояснительным текстом. В таком виде экспозиция будет восприниматься с большим интересом.

Конечно, далеко не все объекты предоставится возможным экспонировать в натуральном виде или даже в виде мокрого препарата, например прекрасный цветок рафлезии Арнольда, сочные молочаи или кактусы, нежные тропические плоды. В таком случае мы применим принцип имитации натуральных экспонатов, изготовив соответствующие муляжи из воска, парафина, папье-маше, гипса и др.

Мы планируем также создание объемных панорамных картин (диорам), которые в какой-то мере создают иллюзию естественной обстановки. Созданные таким образом картины некоторых ландшафтов (с соответствующими растительными ассоциациями) с натуральных экспонатов или в их комбинации с искусственными, или же только с искусственных дадут общее представление о природной обстановке определенной зоны или региона.

При создании экспозиций музея ботанического профиля необходимо с максимальной полнотой использовать принцип самораскрытия — каждый экспонат или раздел экспозиции должен сопровождаться лаконичным научным текстом, доступным не только для специалиста-биолога, но и для широкого круга посетителей.

К 50-летию Академии наук УССР — в мае 1969 г. была открыта для посетителей экспозиция первой очереди Ботанического музея, которая состоит из двух разде-

лов — «Растительный мир Украины» и «Ботаническая наука на Украине». Она занимает площадь 540 м² и размещается в трех залах и холле. В первом зале на громадном щите (8.5×4.5 м) представлена экспозиция «Ботаническая наука на Украине», рассказывающая о проведенных исследованиях флоры Украины — альгологических, микологических, лихенологических, флоры высших растений, геоботанических исследованиях, о научных связях Института ботаники АН УССР с ботаническими учреждениями Украины, Советского Союза и зарубежных стран.

Здесь же экспонируются карты, на которых обозначены все научные ботанические учреждения республики, диаграммы о количестве ботанических коллекций высших и споровых растений, хранящихся в Институте ботаники АН УССР. В верхней части стенда помещены портреты видных ученых, которые работали в области ботаники на Украине, а в нижней части экспонируются печатные ботанические труды украинских ученых.

При входе в холл на щите 4×3 м размещена цветная карта ботаникогеографических районов Украинской ССР с подробной легендой к ней. В центре холла перед посетителями раскрывается широкоформатная диорама (8.5×4.3 м) под заглавием «Можжевелово-дубовые леса южных склонов Крымских гор», где отображен участок своеобразного реликтового можжевелового леса в заповедной роще на мысе Мартьян. На фоне изображенного морского побережья здесь экспонируются основные лесообразующие породы этого типа леса — *Juniperus excelsa* M. B. и *Quercus pubescens* Willd. Их постоянным спутником является очень характерное для восточного Средиземья небольшое вечнозеленое дерево *Arbutus andrachne* L., также представленное в диораме. Под их пологом размещены *Juniperus oxycedrus* L., *Cistus tauricus* (J. et C.) Presl, *Jasminum fruticans* L., *Ruscus ponticus* Woronow, а из травянистых растений — *Lasiagrostis bromoides* (L.) Nevski et Roshev., *Teucrium polium* L., *T. chamaedrys* L., *Fibigia clypeata* (L.) Medic. и многие другие.

При переходе к экспозициям зала № 1 всю стену занимает многоцветная рельефная карта растительности Украинской ССР, выполненная из прозрачного акрилата (размером 4×6 м) с автономной подсветкой каждой из основных зон республики. В зале размещаются 20 витрин и одна диорама.

В первой витрине дается общая характеристика растительного мира Украины. Здесь отмечено, что флора Украины отличается большим разнообразием и насчитывает до 25 тыс. видов растений; из них водорослей 3600, грибов и слизевиков около 15 000, лишайников до 1000, мхов до 800, высших сосудистых (папоротникообразных, голосемянных и покрытосемянных) более 4500 видов. Цветные фотографии равнинной части Украины, Крыма и Карпат дают общее представление о природе республики. Здесь же экспонируются в объемном виде растения, видовые эпитеты которых связаны с Украиной — *Thymus ucrainicus* (Klok. et Schost.) Klok., *Stipa ucrainica* P. Smirn., *Syrenia ucrainica* Klok., *Astragalus ucrainicus* M. Pop. et Klok., *Scabiosa ucrainica* L. и др.

Следующие витрины посвящены растительному миру Украинского Полесья, занимающему 20% от общей площади территории республики. В первой из них представлены материалы, отображающие особенности растительного мира Полесья в целом, приводится схематическая карта этой зоны и дается ее общая характеристика. Две следующие витрины рассказывают о флоре и растительности сосновых, дубово-сосновых, еловых, ольховых и березовых лесов Украинского Полесья. Экспозиция следующих четырех витрин посвящена характеристике различных типов полесских лугов, флоре и растительности эутрофных, мезотрофных и олиготрофных болот республики, здесь приведены схематические профили торфяных залежей, различные образцы торфа (гипнового, осокового, осоково-гипнового), фотографии уникальных болот.

В объемном виде экспонируются *Phragmites communis* Trin., *Carex acutiformis* Ehrh., *Carex vesicaria* L., *C. pseudocyperus* L., *C. muricata* L., *Eriophorum latifolium* Hoppe, *Comarum palustre* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichb., *Lythrum salicaria* L., подушки из *Sphagnum recurvum* Pal. de Beauv., *Oxycoccus quadripetalus* Gilib. и др.

В зале находится диорама, где изображен участок Правобережного Полесья с дубово-сосновыми лесами, в которых произрастает реликтовый кустарник *Rhododendron luteum* Sweet. На Украине он встречается только в восточной части Западного Полесья — в северо-восточной части Ровенской и в северо-западной части Житомирской областей.

Далее идут витрины, посвященные характеристике флоры и растительности лесостепи — ее дубовым, дубово-грабовым и липово-дубовым лесам, даются схемы распределения растительности этой зоны, приводятся карты ареалов лесообразующих пород. В одной из витрин экспонируются в объемном виде эфемероиды, встречающиеся в лесах этой зоны, такие как *Corydalis halleri* Willd., *C. cava* (Mill.) Schweigg. et Körte, *Anemone ranunculoides* L., *A. nemorosa* L., *Scilla bifolia* L., *Ficaria verna* Huds., *Galanthus nivalis* L., *Isopyrum thalictroides* L., *Pulmonaria obscura* Dum., *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt, *Hepatica nobilis* Gars., а также *Erythronium dens canis* L. — редкое растение светлых дубовых лесов.

В следующей витрине дается характеристика луговых степей, приводится вертикальная проекция распределения растительности, в объемном виде экспонируются *Festuca sulcata* Hack., *Zerna inermis* (Leyss.) Lindm., *Filipendula hexapetala* Gilib., *Agrostis syreitschikovii* P. Smirn., *Trifolium alpestre* L., *Anthyllis polyphylla* Kit., *Veronica spicata* L., *Poa angustifolia* L., *Adonis vernalis* L. и др. Здесь же пред-

ставлены в объемном виде два волыно-подольских эндема — *Carlina onopordifolia* Bess. ex Szafer, Kulcz. et B. Pawl. и *Anemone laxa* (Ulbr.) Juz.

В этом же зале размещена экспозиция, посвященная гранитным, меловым и известковым обнажениям, приводятся схематические карты их распространения на Украине, указывается на своеобразие их флоры и эндемизм. В объемном виде экспонируются *Polygala cretacea* Kotov, *Thymus cretaceus* Klok. et Shost., *Artemisia cretacea* Kotov, *Dianthus pseudoarmeria* M. B., *Artemisia hololeuca* M. B., *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng., *Ephedra distachya* L., *Allium strictum* Schrad., *Galium exoletum* Klok., *Teucrium praemontanum* Klok., а также такие редкие эндемичные растения, как *Achillea glaberrima* Klok. и *Centaurea pseudoleucolepis* Kleop., растущие на гранитах заповедника «Каменные Могилы». Здесь же находится экспозиция (две витрины), рассказывающая посетителям о реликтовых и эндемичных растениях флоры Украины. В витринах на цветных фотографиях показаны наиболее интересные районы сосредоточения редких и интересных растений, каждое из экспонируемых растений сопровождается схематической картой его ареала. В витринах представлены *Achillea schurii* Sch. Bip., *Onosma graniticola* Klok., *Daphne cneorum* L., *Taxus baccata* L., *Centaurea tanaitica* Klok., *Dryas octopetala* L., *Scutellaria taurica* Juz., *Daphne sophia* Kalen., *Evonymus nana* M. B., *Dianthus carpaticus* Woloszcz., *Rosa ucrainica* Chrshan., *Hedera helix* L., *Equisetum majus* Gars.

Экспозиция одной витрины этого зала дает представление о растительности засоленных почв, занимающих на Украине более 1 млн гектаров. На засоленных почвах Украины произрастает около 200 видов растений, 70 из которых являются типичными галофитами. В экспозиции представлены некоторые из них, наиболее часто встречающиеся, — *Frankenia hirsuta* L., *Puccinellia distans* (L.) Parl., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B., *Salicornia herbacea* L., *Limonium caspium* (Willd.) Gams и многие другие.

Одна витрина этого зала посвящена охране природы на Украине, а три другие витрины рассказывают об отношении В. И. Ленина к природе и ее охране.

В 15 витринах и двух диорамах зала № 2 представлена экспозиция, рассказывающая о растительном мире степной зоны, Крыма и Украинских Карпат. Показан растительный мир украинских степей — разнотравно-типчаково-ковыльных, типчаково-ковыльных и злаково-ковыльных, природная растительность которых сохранилась в основном на территории заповедников «Хомутовская степь», «Стрельцовская степь», «Каменные Могилы» и «Михайловская целина» (см. вклейку в конце номера).

Наряду со схематической картой степной зоны Украины, многочисленными цветными фотографиями различных степных фитоценозов и отдельных видов растений и их краткими характеристиками в экспозиции приведены вертикальные проекции, феноспектры, а также красочная картина смены аспектов разнотравно-типчаково-ковыльной степи в заповеднике «Хомутовская степь». Все растения здесь экспонируются в объемном виде. Наибольший интерес представляют *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *S. pulcherrima* C. Koch, *S. longifolia* Borb., *S. dasyphylla* Czern., *S. ucrainica* P. Smirn. и *S. capillata* L., произрастающие на территории заповедника «Стрельцовская степь». Представлены и такие степные растения, как *Festuca sulcata* Hack., *Amygdalus nana* L., *Pedicularis dasystachys* Schrenk, *Astragalus onobrychis* L., *Koeleria gracilis* Pers., *Linosyris villosa* (L.) DC., *Iris pumila* L., *Orthantha lutea* (L.) Kerner ex Wettst., *Tanacetum millefolium* (L.) Tzvel., *Seseli campestre* Bess. и многие другие.

Диорама (4.3×3 м) отображает участок разнотравно-типчаково-ковыльной степи в начале лета в заповеднике «Стрельцовская степь» Ворошиловградской области. Травостой здесь образуют *Stipa lessingiana*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis* с ярко цветущими *Salvia nutans* L. и *Echium rubrum* Jacq. В травостое другого участка диорамы преобладают *Stipa longifolia* с аспектирующим *Phlomis tuberosa* L. Здесь же представлен и более мезофильный участок степи, где аспект создает *Centaurea ruthenica* Lam. Кроме вышеуказанных растений, по степи разбросаны *Inula germanica* L., *Achillea setacea* Waldst. et Kit., *Paeonia tenuifolia* L., *Plantago stepposa* Kupr. и многие другие.

В витринах этого же зала отображен растительный мир Карпат. Флора Карпат очень разнообразна и оригинальна. Здесь насчитывается более 2000 видов высших споровых и цветковых растений.

В экспозиции растительного покрова Украинских Карпат представлены согласно пяти высотным поясам: дубовые, буковые и пихтовые леса, а также субальпийские и альпийские луга. В витринах экспонируются схема вертикального распределения растительности хребта Черногора, схематическая карта высотных растительных зон Украинских Карпат, карты ареалов редких видов растений, черно-белые и цветные фотографии различных растительных группировок и отдельных видов растений. Большинство растений экспонируется в объемном виде. Ниже мы называем только некоторые из них, такие как *Syringa josikaea* Jacq. f., *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit., *Leucojum vernum* L., *Crocus heuffelianus* Herb., *Arnica montana* L., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Taxus baccata* L., *Gentiana asclepiadea* L., *Soldanella montana* Mikan, *Dianthus carpaticus* Woloszcz., *Hieracium aurantiacum* L., *Senecio fuchsii* C. C. Gmel., *Doronicum pardalianches* L., *Leucanthemum rotundifolium* Waldst. et Kit., *mughus* Scop., *Aster alpinus* L., *Rhodiola rosea* L., *Pulsatilla alba* Reichb., *Carlina acaulis* L., *Thymus subalpestris* Klok., *Salix herbacea* L., *Phleum alpinum* L., *Juncus trifidus* L.

Диорама «Карпаты» (4.3×3 м) отображает высокогорный участок Украинских Карпат с характерными видами растений, такими как *Juncus trifidus* L., *Nardus stricta* L., *Aster alpinus* L., *Sieversia montana* (L.) R. Brown, *Rhododendron kotchii* Simk., с гордостью высокогорья — эдельвейсом *Leontopodium alpinum* Cass.

Растительный мир Крыма представлен в экспозиции пятью витринами. В первой из них дана общая характеристика растительного покрова, приводится схема вертикального распределения растительности горной части Крымских гор, схема распределения растительности в равнинной части Крыма, несколько цветных фотографий различных фитоценозов, ассоциаций, отдельных видов растений и ряда наиболее характерных для Крыма натуральных экспонатов.

В последующих витринах представлены можжевелово-дубовые леса южного берега Крыма, леса из сосны Палласа, буковые леса, растительный мир яйл. Здесь экспонируются поперечные и продольные срезы стволов *Juniperus excelsa* M. B., *Quercus pubescens* Willd., *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., *Pinus pallasiana* Lamb., *Arbutus andrachne*, *Fagus taurica* Popl. Большинство экспонируемых растений, как и в предыдущей экспозиции, демонстрируется в объемном виде. Здесь мы назовем лишь немногие из них: *Ceterach officinarum* Willd., *Sorbus stankovii* Juz., *Primula sibthorpii* Hoffmgg., *Muscari racemosus* (L.) Mill., *Paeonia triternata* Pall., *Orchis romana* Seb. et Maur., *Galanthus plicatus* M. B., *Ranunculus constantinopolitanus* Urv., *Euphorbia amygdaloides* L., *Lathyrus aureus* (Stev.) Brandza, *Symphytum tauricum* Willd., *Dentaria quinquefolia* M. B., *Anthyllis biebersteiniana* (Taliev) Popl., *Thymus jailae* Klok. et Schost., *Allium jailae* Vved., *Astragalus arnacantha* M. B., *Onobrychis jailae* N. Tschern., *Androsace taurica* Ovcz.

Над витринами на фризах в залах № 1 и 2 размещено 66 черно-белых фотографий (размером 120×100 см), которые отображают природу республики и помогают раскрыть содержание каждой из витрин.

Всего в экспозиции первой очереди Ботанического музея «Растительный мир Украины» представлено около 400 видов растений, из которых более 350 засушены объемно, остальные смонтированы на планшетах. Дополняют экспозицию 103 цветные оригинальные фотографии, сделанные в природе, 19 схематических карт, 17 карт ареалов, 17 вертикальных проекций и схем распределения растительности, 42 черно-белые фотографии, 10 цветных рисунков отдельных видов растений, 35 характеристик растительного мира различных зон и основных растительных группировок.

Художественное оформление экспозиции выполнено группой художественного фонда Украины по проекту и под руководством художника И. А. Хорошуновой. Работа по архитектурной перестройке помещений и созданию оборудования экспозиционных залов (стендов-витрин, конструкций диорам и др.) выполнялась под руководством инженеров Н. Ф. Цикоры и О. С. Саввиной.

Диорамы «Разнотравно-типчаково-ковыльная степь» (*см. вклейку*), «Высокогорье Украинских Карпат» и «Можжевелово-дубовые леса южных склонов Крымских гор» выполнены группой художников во главе с художником М. И. Островским, диорама «Рододендроновый сосново-дубовый лес Правобережного Полесья» — художниками Л. А. Жабинским и Г. В. Быстровским.

Многочисленные посетители музея — отечественные и зарубежные ученые, работники многих музеев нашей страны (Москвы, Ленинграда, Грузии, Эстонии, Латвии и других республик), работники всех областных музеев Украины, а также широкие круги экскурсантов — не специалистов в области биологии (за первые два года всего мы приняли около 300 тысяч посетителей и провели 800 организованных экскурсий) дают положительные отзывы об экспозиции — о принципах ее построения и методах объемной сушки и показа растений, впервые в практике музейных экспозиций ботанического профиля столь широко примененных.

Создание второй очереди музея должно быть завершено к началу 1973 г. Общий план экспозиции второй очереди Ботанического музея одобрен Ученым советом Института ботаники и Музейным советом. Ниже даем очень сжатую общую характеристику будущей экспозиции.

В третьем зале будут размещены следующие разделы экспозиции с подразделами.

1. Система и эволюция растительного мира

а) **Анатомия и морфология растений.** Этой теме будет посвящено шесть стандартных витрин. Здесь будут показаны строение клетки в виде увеличенной объемной модели со всеми структурами, анатомическое строение различных растительных тканей, особенности анатомического и морфологического строения различных органов растений: корня, стебля, листа. Отдельные витрины будут посвящены цветку, соцветиям, разнообразию плодов и семян. Будут использованы объемные модели, муляжи, особенно цветков, соцветий, плодов, диаграммы, схемы, рисунки. Сказанное относится и ко всем последующим разделам.

б) **Основные системы и эволюция растительного мира.** На нескольких стандартных витринах будут показаны основные системы растительного мира в их историческом аспекте, а также системы, созданные современными исследователями. Здесь же будет экспонироваться большая иллюстрированная схема эволюции растительного мира. Последняя будет как бы связующим звеном с дальнейшим продолжением экспозиции.

в) **Основные группы растительного мира.** Кроме стандартных витрин, будут использованы и витражные стекла. Экспозиция будет строиться по основным группам растительного мира: бактерии, водоросли, грибы и слизевики, лишайники, мохообразные, папоротникообразные, голосемянные и покрытосемянные. В п-образных витринах, там где это возможно и целесообразно, будут созданы биогруппы. Например, биогруппы шляпочных грибов, биогруппы с высокой степенью участия лишайников, а также биогруппы с участием мохообразных, папоротников. Кроме натуральных объектов и оригинальных фотографий, будут показаны схематические циклы развития, свойственные различным группам растительного мира, модели строения продуктивных органов, объемные модели различных типов цветков. На витражных стеклах будут даны схемы филогенеза отдельных групп растительного мира.

2. Растения в жизни человека

Этот раздел экспозиции будет создан примерно в восьми стандартных витринах. Из них половина будет отведена лекарственным растениям. Одна витрина посвящается культурным растениям. Здесь будет экспонироваться портрет Н. И. Вавилова и карта центров происхождения культурных растений. Экспонаты, фотографии, муляжи, текстовые характеристики будут сгруппированы по соответствующим центрам происхождения. Несколько витрин будут посвящены наиболее важным дикорастущим пищевым, плодово-ягодным, эфиромасличным, кормовым, техническим и другим группам растений.

По первому и второму разделам уже разработаны задания на эскизные проекты витрин (Д. Н. Доброчаева, Л. А. Пенина).

Зал № 4 будет посвящен растительному миру Советского Союза. Уже полностью разработано задание на эскизные проекты витрин этого зала (Б. В. Заверуха, Л. М. Сипайлова). Авторы пытались не повторять того, что уже есть в существующей экспозиции. Так, например, в зале не будет витрин, показывающих растительный мир лесостепи, степи, обнажений, солончаков, Карпат, Крыма. Пожалуй, главной трудностью была необходимость «втиснуть» огромнейший информационный и экспозиционный материал о растительном мире нашей поистине необъятной страны в 15 стандартных витрин и две диорамы. Для сравнения можно сказать, что показу растительного мира Украинской ССР отведено 32 витрины и четыре диорамы, так как мы обязаны более детально представить посетителям растительный мир республики.

Ниже даем краткую характеристику будущей экспозиции «Растительный мир Советского Союза».

При показе растительного мира тундры, лесотундры и гор Заполярья будут даны текстовые характеристики зоны и вертикальной поясности в горах Заполярья, схемы распределения растительности в различных типах тундры, на Полярном Урале и в горах Путораны, циркумполярная схематическая карта тундровой зоны с ботаникогеографическим районированием, схематические карты ареалов некоторых арктических и арктоальпийских видов, черно-белые и цветные фотографии отдельных видов, растительных группировок и ландшафтов. Основное ядро экспозиции будет представлено рядом объемно засушенных растений, дерновин, мхов, лишайников и даже маленькими участками растительных ассоциаций. Так, здесь будут показаны *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh., *Rubus chamaemorus* L., *R. arcticus* L., *Dianthus repens* Willd., *Bartsia alpina* L., *Castilleja pallida* (L.) Kunth, *Pedicularis labradorica* Wirs., *Arnica alpina* (L.) Olin et Ladau, *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Aconitum excelsum* Reichb., *Chamaenerium latifolium* (L.) Th. Fries et Lange, *Dryas octopetala* L., *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg., *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Thymus subarcticus* Klok. et Shost., *Polygonum viviparum* L., дерновины мхов, лишайников, куртины *Eriophorum russeolum* Fries, *E. vaginatum* L., *Betula humilis* Schrank, *Salix herbacea* L., *S. reticulata* L., *Empetrum nigrum* L., *Vaccinium uliginosum* L., кустики *Alnus fruticosa* Rupr., *Ledum decumbens* (Ait.) Small, *Arctous alpina* (L.) Nied., *Salix lanata* L., *S. hastata* L. По такому же принципу будут создаваться все последующие витрины экспозиции, т. е., кроме натуральных экспонатов, непременно даются текстовые характеристики, карты растительности и ботаникогеографического районирования, схемы распределения растительности, вертикальные проекции растительных группировок, схематические карты ареалов отдельных видов или родов и семейств (там, где это необходимо) и т. д. В дальнейшем, во избежание повторений, мы не будем называть вышеперечисленные элементы экспозиции, однако просим читателей постоянно иметь в виду, что они имеются в каждой витрине.

Растительному миру таежной зоны будут посвящены две витрины. Здесь будут экспонироваться объемно засушенные ветки и отрезки стволов *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *L. dahurica* Turcz., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr, ветки *Rhododendron dahuricum* L., *Rh. parvifolium* Adams, целый ряд дернин мхов и травянистых растений.

В разделе, посвященном пустыням Средней Азии, будут показаны объемно засушенные растения и ветки *Calligonum setosum* Litv., *C. turkestanicum* (Korov.) Pavl., *Ephedra strobilacea* Bunge, *Salsola richteri* Kar., *Ammodendron karelinii* Fisch. et Mey., *Smirnovia turkestanica* Bunge, *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, *H. persicum* Bunge ex Boiss., *Populus diversifolia* Schrenk, *Tamarix* sp. sp., *Alhagi persarum*

Boiss. et Buhse, *Aristida pennata* Trin., *Amberboa turanica* Iljin, *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Roem. et Schult., *Roemeria hybrida* (L.) DC., *Papaver pavoninum* Schrenk. *Carex physodes* M. B., *C. pachystylis* J. Gay, *Poa bulbosa* L., *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach, *Artemisia kemrudica* Krasch., *A. badhysi* Krasch. et Lincz. ex Poljak., *Rheum turkestanicum* Janisch. и др.

Очень величественно будут выглядеть в экспозиции стебли с зонтиками *Dorema aitchisonii* Korow., *Ferula badrakema* K.-Pol., *F. ovina* Boiss., привезенные нами из Бадхыза и Копетдага.

Растительному миру Средней Азии будут посвящены дальнейшие витрины. Здесь будут показаны ветки и отрезки стволов таких древесных пород, как *Juglans regia* L., *Pistacia vera* L., *Juniperus turcomanica* B. Fedtsch., *J. turkestanica* Kom., *Acer turcomanicum* Pojark., *Abies semenovii* B. Fedtsch., *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey. Кроме того, будут показаны большие «подушки» *Gypsophila aretioides* Boiss., *Acantholimon diapensioides* Boiss., *Dryadanthe tetrandra* (Bunge) Juz., *Thylacospermum caespitosum* (Chamb.) Schischk., а также *Eremurus kaufmannii* Regel, *Tulipa wilsoniana* Hoog и многие другие.

Растительный мир гор Кавказа будет сгруппирован по поясам — лесному, субальпийскому и альпийскому как и в других витринах, будут показаны объемно засушенные ветки и стволы деревьев, кустарников, дерновины субальпийских и альпийских растений. Среди них *Tilia caucasica* Rupr., *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus schuschaensis* H. Winkl., *Pinus hamata* Sosn., *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, *Acer trautvetteri* Medw., *Sorbus caucasica* Zinserl. и целый ряд других.

Отдельно будет дана характеристика растительного мира реликтовых гирканских и колхидских лесов. Здесь представлены *Quercus castaneifolia* C. A. Mey., *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., *Acer velutinum* Boiss., *Alnus barbata* C. A. Mey., *Pterocarya fraxinifolia* (Lam.) Spach, *Quercus imeretina* Stev. ex Woronow, *Q. hartwissiana* Stev., *Castanea sativa* Mill., *Buxus colchica* Pojark., *Phillyrea medwedewii* Sred., *Laurocerasus officinalis* Roem., *Rhododendron ponticum* L., *Ilex colchica* Pojark. Будут показаны лианы *Hedera pastuchovii* Woronow, *H. colchica* C. Koch, *Smilax excelsa* L., а также целый ряд травянистых растений.

Широко будет показан растительный мир дальневосточных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Здесь, помимо всех дополнительных материалов, будут экспонироваться ветки и отрезки стволов деревьев и кустарников, таких как *Carpinus cordata* Blume, *Phellodendron amurense* Rupr., *Juglans manshurica* Maxim., *Aralia mandshurica* Rupr. et Maxim., *Kalopanax septemlobum* (Thunb.) Koidz., *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *Betula schmidtii* Regel, *Acer mandschuricum* Maxim., *A. pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *A. mono* Maxim., *Fraxinus mandschurica* Rupr., *Quercus mongolica* Fisch. et Turcz., *Q. dentata* Thunb., *Tilia mandshurica* Rupr., *Syringa amurensis* Rupr., *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim. Кроме того, будут показаны лианы — *Actinidia kolomikta* Maxim., *A. arguta* (Sieb. et Zucc.) Planch., *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Vitis amurensis* Rupr., *Menispermum dahuricum* DC. Отдельный планшет будет посвящен «корню жизни» — женьшеню и родственным видам. Кроме того, будет показан и ряд травянистых растений, таких как *Arisaema amurense* Maxim., *Hypericum ascyron* L., *Clintonia udens* Trautv. et Mey., *Hemerocallis middendorfii* Trautv. et Mey. и ряд других.

Наконец, будут представлены материалы, посвященные растительному миру Сахалина и Курильских островов. Здесь будут экспонироваться ветки деревьев, кустарников, отрезки стволов таких видов, как *Abies sachalinensis* Mast., *Picea microsperma* (Lindl.) Carr., *Betula ermanii* Cham., *Juniperus sargentii* (Henry) Takeda, *Toxicodendron orientale* Greene, *Daphne kamtschatica* Maxim., *Rhododendron kamtschaticum* Pall., *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Pinus pumila* (Pall.) Regel и др. Будут показаны и представители высокотравья — *Filipendula kamtschatica* (Pall.) Maxim., *Nardosmia japonica* Sieb. et Zucc., *Cacalia hastata* L., *Polygonum sachalinense* Fr. Schmidt, а также *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino.

Кроме того, будут две большие диорамы. Одна покажет общую картину растительности в подзоне кустарничковой тундры в разгар лета. Здесь будут изображены не только кустарниковые тундровые заросли, но и каменистые обнажения с целым рядом интересных красиво цветущих арктических и арктоальпийских видов растений. Другая диорама посвящается растительному миру пустынь Средней Азии или же Бадхыза. В первом случае будет воссоздана картина закрепленных песков в Каракумах с зарослями белого саксаула, кандымов и других характерных кустарников. Диорама покажет зрителю все великолепие весеннего периода в пустыне, когда массово цветут маки, ремерии, малькомии, осока вздутая и другие эфемеры и эфемероиды. Во втором случае будет воссоздана картина оригинальных фисташковых редколесий с участием саванoидного травяного покрова с группами ферул и дорем.

Зал № 5 будет посвящен растительному миру всего земного шара. Здесь будет 17 стандартных витрин и две диорамы. Экспозиция этого зала вызывает у авторов большую озабоченность. Ведь для сбора подлинно научного материала и создания полноценной в научном и экспозиционном отношении экспозиции необходимы экспедиционные поездки в ряд стран Африки, Южной и Северной Америки, Юго-Восточной Азии, Австралию. Без сбора материала экспозиция будет представлять собой набор случайных репродукций из различных источников и некоторых растений из разных стран, культивируемых в наших ботанических садах. Мы, конечно, рассчи-

-ываем на помощь зарубежных научных учреждений и наших иностранных коллег, но для создания хорошей экспозиции, доподлинно отображающей природу определенной зоны или региона, необходимы специальные сборы (для получения объемно засушенных растений) с параллельными съемками на черно-белую и цветную фотопленки. Мы сейчас думаем над путями проведения такой работы.

Открывать эту экспозицию будут карта растительности земного шара и схематическая карта флористических областей Земли (по А. Л. Тахтаджяну, 1970).

Ограниченность экспозиционной площади не дает возможности с должной полнотой показать особенности всех флористических областей, поэтому будут даны общие характеристики флористических царств и их областей и затем более детально представлены некоторые области.

Будет дана характеристика Голарктического царства, а также древнесредиземноморского (Тетисового) и Мадреанского (Сонорского) подцарства, атлантическо-североамериканской и восточноазиатской областей. Дальнейшие экспозиции будут посвящены Палеотропическому флористическому царству, в том числе Мадагаскарскому (Маскаренскому) подцарству, областям африканских и индо-малезийских тропических лесов, областям с периодической засухой и области Намиба-Карру.

Общей характеристике Неотропического царства и Алюзанской, Андийской, Центральнобразильской и Пампасской областей, Австралийскому, Капскому и Антарктическому флористическим царствам будут посвящены отдельные экспозиции.

Заканчивая очерк о настоящем и будущем нашего Ботанического музея, авторы обращаются с призывом ко всем ботаникам Советского Союза оказать посильную помощь как советом, так и материалами в создании экспозиций второй очереди музея. Всякая помощь будет принята с глубокой благодарностью и послужит благородному делу — пропаганде ботанических знаний среди самых широких слоев населения.

После завершения работ по созданию Ботанического музея коллектив отдела с 1973 г. приступит к выполнению новой темы «Ботаникогеографические исследования растительного мира Советского Союза и земного шара с целью обогащения экспозиций и фондов музея». Выполнение этой темы позволит постоянно обогащать и обновлять экспозиции и фонды музея новыми материалами, собранными во время экспедиционных поездок в близкие и далекие края. Будут далее разрабатываться и совершенствоваться методы объемной сушки растений. Будет написана книга — большой общий путеводитель по всему Ботаническому музею и более детальные путеводители по отдельным разделам его экспозиций.

Выполнение темы позволит одновременно решать флористико-систематические вопросы, вести критическое изучение отдельных таксонов в пределах того или другого региона, разрабатывать ареалографию отдельных видов растений и закономерности их географического распространения в пределах СССР и всего земного шара.

Д. Н. Доброчаева, Б. В. Заверуха и *Л. М. Сипайлова.*

**Институт ботаники
Академии наук УССР,
Киев.**

(Получено 6 VI 1971).

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (47+57) (063) (018)519.27.0001.2 : 581.5

III ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ПРИМЕНЕНИЮ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ АНАЛИЗА СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

(Рига, 2—5 II 1971)

V. S. IPATOV AND L. A. KIRIKOVA. III ALL-UNION CONFERENCE ON USING QUANTITATIVE METHODS OF ANALYSIS OF VEGETATIVE COVER STRUCTURE. (RIGA, FEBRUARY 2—5, 1971)

Совещание организовали Латвийское отделение Всесоюзного ботанического общества, Латвийский университет, Институт биологии АН Латвийской ССР, Латвийский институт лесохозяйственных проблем.

На совещании было представлено 52 доклада (82 докладчика). Участвовали представители научных учреждений Риги, Ленинграда, Тарту, Москвы, Уфы, Петрозаводска, Новосибирска, Иркутска, Владивостока, Владимира, Ульяновска и других городов.

Открыл совещание вице-президент АН Латвийской ССР **Э. Я. Якубайтис.** После вступительного слова председателя оргкомитета чл.-корр. АН Латвийской ССР **Г. С. Сабардиной** с докладами выступили Т. А. Фрей, Т. А. Работнов, В. И. Василевич, К. К. Буш.

На остальных заседаниях все доклады были сгруппированы по основным проблемам фитоценологии и представлены референтами (В. И. Василевич, Б. М. Миркин, Т. А. Фрей, А. М. Мауринь). Референты сосредоточили свое внимание в основном на критических замечаниях, что способствовало дискуссии (тексты докладов участники имели в виде сборника).

Докладами охвачен широкий круг вопросов, многие из узловых проблем фитоценологии.

Группа докладов посвящена анализу взаимосвязей растительных сообществ (отдельных их параметров и компонентов) со средой. **Н. Н. Выгодская, Ю. П. Пузаченко, В. С. Скулкин, О. Н. Солнцева, В. И. Сутулова** (два доклада), используя аппарат теории информации, исследовали зависимость состава, сомкнутости и роста древостоев от климатических условий, а также связь массы и видового разнообразия травяного покрова с радиацией и лесной подстилкой. Этот же аппарат применили **Х. Тооминг** и **А. Каллис** для анализа связи проективного покрытия видов с ФАР. **М. С. Боч, В. И. Василевич** и **И. В. Игнатенко,** изучая при помощи корреляционных отношений связь растительных ценозов с видами почв, берут в качестве величины, варьирование которой сопоставляется с различиями почв, интегральную величину — расстояние между описаниями в многомерном пространстве.

Не угас интерес к изучению сопряженностей (в широком смысле) между отдельными видами. Это и понятно — сравнительно простые методы позволяют судить об экологических связях между отдельными видами, на которые можно опираться при классификационных построениях. С другой стороны, при определенной организации наблюдений извлекается информация и о взаимодействиях растений. Этим вопросам посвящены доклады **К. И. Александровой, Г. И. Барабаш, Г. М. Камаевой; В. Н. Голубева; А. В. Денисовой, О. А. Кильдибековой, Р. Г. Минибаева, Б. М. Миркина, Р. В. Уразметова, Ф. М. Ханова; Д. Н. Карпова, Б. М. Миркина, Т. В. Поповой; Ю. А. Злобина; Т. Н. Тарховой.**

В большой группе докладов рассматриваются вопросы сложения растительного покрова, методы учета отдельных параметров растительных сообществ, характеристики параметров, взаимосвязь отдельных признаков и т. п. **В. Росс** сравнивает методы послойных разрезов, точечный и статистический расчетный для определения вертикального распределения площади листьев. **Т. А. Нильсон** использует данные, полученные точечным методом, для оценки характера пространственного распределения листьев в посевах кукурузы и картофеля, а **Х. П. Крисон** — для расчета массы травостоя в лесных сообществах. **В. И. Василевич** предлагает понятие о локальном обилии как минимальной площади, на которой с заданным уровнем

...ности может быть выявлено проективное покрытие вида (или любой другой признак), и понятие о ценокванте — наименьшем участке растительного покрова, для которого можно определить количественное участие видов. Результаты конкретного исследования по выявлению минимального числа площадок разного размера для оценки численности особей и поверхности листьев у двух видов лютика сообщили **Т. А. Работнов** и **Н. И. Саурина**. Количественному анализу характера размещения особей по территории посвящен доклад **Л. Б. Заугольновой** и **Н. И. Шориной**.

Весьма популярным благодаря его эффективности оказался способ оценки степени сходства описаний ценозов расстоянием в многомерной системе координат. Этот метод в разных модификациях применен при исследовании границ между ценозами (**В. Ф. Лобанова; Г. В. Троценко**), мозаичности растительного покрова (**П. Д. Ярошенко, З. А. Юрова**), динамики луговой растительности (**Е. А. Антипов, Р. Ш. Кашанов, М. П. Коломенцев, Б. М. Миркин, Е. А. Обыденнова; В. А. Зайцова**).

В основе любых классификационных построений лежит распознавание сходства и различия между объектами, число же классификационных критериев и методов установления сходства и различия может быть большим. Это и нашло свое отражение на совещании. В докладах **С. И. Зарубина** и **С. В. Лысенко** рассмотрено применение коэффициента флористической общности Коха. **Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина, Н. М. Муст, Л. Т. Наумова** для классификации по доминантам-детерминантам используют корреляционный анализ. Для выявления сходства строения древостоев **С. А. Дыренков** и **А. Д. Волков** применили методы теории множеств. **Б. И. Семкин** предложил несколько отличающийся от известных и геометрически наглядный способ определения разнообразия описаний сообществ. **И. В. Карманова** и **Р. А. Карписонова** показали, что для классификационных целей может быть использована теория распознавания образов. Компонентный анализ, выявление в n-мерном пространстве признаков, наиболее информативных из них, и группирование по ним пробных площадей в типы леса — тема доклада **К.** и **Х. Буш.** Компонентный анализ требует большого объема вычислений, для чего была составлена программа Silva для ЭВМ.

Прогнозирование состояний ценотических систем в целом и отдельных их параметров как особая проблема разрабатывается на кафедре ботаники Латвийского университета. Возможность применения методов прогностики к геоботаническим объектам и некоторые принципиальные пути прогнозирования показал в своем докладе **А. М. Мауринь.** Методике прогнозирования древостоев, в том числе и первой стадии его — ретроспективному анализу, посвящены доклады **И. Я. Лиепа, А. Я. Дрике, Г. Е. Поспеловой; И. Я. Лиепа.** Аналогичным же целям служит и методика определения оптимальной суммы площадей сечений лесных насаждений, о которой сообщили **Я. К. Матузанис** и **Я. К. Тауриньш.**

На III Совещании расширился по сравнению с предыдущими круг вопросов, для решения которых используется аппарат теории информации, в частности, H-функция как мера разнообразия. Некоторые из таких сообщений нами указаны выше. В этом плане **Ю. П. Пузаченко** рассмотрел и общие вопросы теории организации ценозов.

О теоретических аспектах кибернетического подхода к растительным сообществам доложил **Т. Фрей.** В своих выступлениях на совещании он же настойчиво призывал к более широкому использованию фитоценологами идей и аппарата кибернетики.

В краткой информации мы упомянули только часть докладов. Материалы совещания опубликованы в виде сборника: «Количественные методы анализа растительности. II», Рига, 1971.

Обсуждение вопросов, поставленных в докладах, и методов их решения носило творческий характер, было интересным. Показательно, что аудитория, где проходило совещание, с первого и до последнего заседания была переполнена, состав участников оставался постоянным, «самоизреживания» не наблюдалось.

Совещание показало, что запретных и непосильных для количественных методов областей геоботаники не существует, а есть только нерешенные проблемы. Более того, только достаточно строгие и корректные методы дают возможность объективно и убедительно решать возникающие теоретические и практические задачи геоботаники.

На Совещании выявилась плодотворная «экспансия» математиков, выразившаяся в совместных исследованиях фитоценологов и математиков, а также в исследованиях математиков, специализирующихся в геоботанике, и фитоценологов, получивших математическое образование.

Как среди докладчиков, так и среди остальных участников Совещания были представлены все поколения геоботаников. В заключение хочется отметить прекрасную организацию совещания латвийскими товарищами.

РЕЗОЛЮЦИЯ

III Всесоюзного совещания по применению количественных методов анализа структуры растительного покрова

В г. Риге с 2 по 5 февраля 1971 г. было проведено III Всесоюзное совещание по применению количественных методов анализа структуры растительного покрова. Участники совещания с удовлетворением отмечают, что за последние годы количественные методы анализа растительности нашли признание у значительной части геоботаников. В совещании приняли участие более 100 человек из 45 научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений Советского Союза. Шире стали использоваться вычислительные машины, возросло число математиков, работающих совместно с геоботаниками над решением фитоценотических задач. Математические исследования в геоботанике находят применение в практике народного хозяйства (Латвийская ССР). Расширился круг математических методов, используемых геоботаниками. Появились новые группы исследователей, применяющих эти методы. Опубликован ряд крупных работ по количественной геоботанике (В. И. Василевич «Статистические методы в геоботанике», «Топология степных геосистем», под ред. В. Б. Сочавы). При Всесоюзном ботаническом обществе создана комиссия математической геоботаники. В ряде университетов и педагогических институтов начато преподавание специальных курсов по количественной геоботанике.

Наряду с этим совещание отмечает, что уровень исследований по количественной геоботанике в Советском Союзе повышается все еще медленно. Новые методы, широко используемые зарубежными геоботаниками, мало известны советским исследователям. Нередки случаи формального использования математического аппарата без биологической интерпретации получаемых результатов. В печати появляются монографии и учебники, ошибочно и неполно освещающие основные положения количественной геоботаники (Б. А. Быков. «Введение в фитоценологию» и др.). Все еще имеются отдельные исследовательские центры, где полностью игнорируются математические методы обработки геоботанических материалов.

Совещание считает необходимым:

1. Резко повысить уровень математической подготовки геоботаников и чаще привлекать математиков к работе в геоботанических коллективах.
2. Одобрить опыт Латвийского научно-исследовательского института лесохозяйственных проблем по созданию специального отдела вычислительной техники; считать необходимым усиление технического и математического обеспечения работ геоботанических центров.
3. Для усиления информации геоботаников просить издательство «Мир» о скорейшем издании на русском языке книг Е. Пило «Введение в математическую экологию», П. Грейг-Смита «Количественная экология растений» (3-е издание), Р. Маргалефа «Перспективы экологической теории».
4. Поручить к. б. н. А. П. Расиньшу и д. б. н. В. И. Василевичу разработать проект унификации терминологии и символики биометрии и количественной геоботаники.
5. Обратить внимание Президиума АН ЭССР, Латв. ССР и Башкирского филиала АН СССР на перспективность исследований, проводимых по количественной геоботанике в их подразделениях, и, учитывая их высокий научный уровень, просить об оказании им максимально возможного содействия; просить также Министерство высшего и среднего специального образования СССР усилить финансирование группы по математическому моделированию, созданной при кафедре ботаники Латвийского университета; просить Президиум ВАСХНИЛ о расширении исследований в области количественной агрофитоценологии и о выделении для этих целей дополнительных средств Прибалтийскому филиалу ВИЗР, проводящему эти исследования на самом современном научном уровне.
6. Просить Отделение общей биологии АН СССР обеспечить участие советских геоботаников в международной «Рабочей группе по машинной обработке данных в геоботанике» при Международном обществе экологии и географии растений (ФРГ); поручить организацию советской делегации Комиссии по математической геоботанике ВБО.
7. Для усиления координации исследований по количественной геоботанике и биогеоценологии просить Отделение общей биологии АН СССР о создании лаборатории количественных методов при БИН АН СССР.
8. Рекомендовать Комиссии по математической геоботанике ВБО периодически созывать рабочие совещания по узловым вопросам количественной геоботаники.
9. Считать целесообразным организацию специальных семинаров при ботанических учреждениях и отделениях ВБО. Просить Президиум АН Эстонской ССР о проведении специального всесоюзного семинара по применению количественных методов в геоботанике (в частности, по применению теории информации) Институтом зоологии и ботаники АН ЭССР.
10. Просить Президиум АН СССР о создании журнала «Фитоценология».

11. Обратить внимание президиумов Академий наук Белорусской ССР, Узбекской ССР, Таджикской ССР, Туркменской ССР и Казахской ССР на отставание геоботанических исследований в этих республиках от современного количественного уровня и необходимость развития этих работ.

12. Провести следующее совещание по применению количественных методов для анализа структуры растительности в г. Уфе в 1974 г.

13. Выразить благодарность Организационному комитету совещания, обеспечившему высокий организационный и научный уровень совещания.

В. С. Ипатов и *Л. А. Кирикова.*

Ленинградский государственный университет. (Получено 14 V 1971).

УДК 002.704.31 : (47+57) (063)581.3

V ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ЭМБРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

(Кишинев, 25—27 августа 1971 г.)

G. I. SAVINA AND G. K. ALIMOVA. V ALL-UNION CONFERENCE ON PLANT EMBRYOLOGY. (KISHINEV, AUGUST 25—27, 1971)

В конце августа в Кишиневе проходило V Всесоюзное совещание по эмбриологии растений, созванное Научным советом по биологическим основам рационального использования, преобразования и охраны растительного мира, Академией наук СССР, Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР и Ботаническим садом АН Молдавской ССР. Подготовкой и проведением его руководил Оргкомитет во главе с проф. М. С. Яковлевым.

В совещании приняли участие свыше 200 эмбриологов растений из различных научно-исследовательских учреждений и учебных заведений Советского Союза. К открытию его были опубликованы тезисы 173 докладов и сообщений.[1] Часть докладов была заслушана на заседаниях совещания, другая часть была представлена авторами в виде докладов-демонстраций, текст и иллюстрации которых были смонтированы на отдельных листах ватмана. С докладами-демонстрациями участники совещания знакомились, беседуя с их авторами в специально отведенное для этой цели время и во время перерывов в заседаниях.

Первое заседание по поручению Президиума Молдавской Академии наук было открыто заведующим Отделом генетики Академии наук МолдССР акад. **А. Е. Коварским,** который отметил большое значение эмбриологии для развития таких биологических дисциплин, как генетика и селекция, систематика и филогения, экология, физиология и др. Он подчеркнул широкое применение в настоящее время в эмбриологии современных методов исследования: электронной микроскопии, авторадиографии, ультрафиолетовой и люминесцентной микроскопии.

В докладах участников совещания нашли отражение следующие вопросы: оплодотворение, развитие мужской и женской генеративных сфер, апомиксис, эмбриогенез, отдаленная гибридизация и результаты исследований по экспериментальной эмбриологии. В ряде докладов были подняты теоретические вопросы, связанные с общими проблемами развития и дифференциации, филогении и полового размножения.

Большой интерес вызвал обзорный доклад **А. А. Чеботаря** (Ботанический сад АН МолдССР, лаборатория цитологии, Кишинев), посвященный итогам и перспективам применения электронной микроскопии в эмбриологических исследованиях. На основании анализа литературных данных и собственных наблюдений над кукурузой автор дал описание ультраструктуры клеток мужского и женского гаметофитов. Большое внимание было уделено поведению клеточных органелл во время оплодотворения, до и после него. Отмечена определенная взаимосвязь между развитием и дифференциацией пластид, митохондрий, плазмалеммы, сферосом, рибосом и других структур и морфогенетической направленностью клетки, гистогена, органа. Докладчик подчеркнул необходимость сочетания в эмбриологических исследованиях методов гистохимии и авторадиографии с методом электронной микроскопии.

Доклад Чеботаря вызвал оживленное обсуждение. Участники совещания отметили большое значение метода электронной микроскопии в эмбриологических исследованиях, необходимость при интерпретации полученных результатов более тесного сочетания данных, полученных с помощью электронномикроскопического метода, с наблюдениями на световом уровне.

М. Д. Иоффе (Ботанический институт им. В. Л. Комарова — БИН АН СССР, Ленинград) изложила результаты исследования процесса формирования семени у *Anemone nemorosa* L., позволившие подвести некоторые итоги дискуссии о ха-

---

[1] Материалы V Всесоюзного совещания по эмбриологии растений. 1971 г. Изд. «Штинца», Кишинев.

рактере оплодотворения у этого растения. Полученные результаты по кариологии, развитию зародыша и эндосперма, а также по проращиванию семян подтвердили ранее сделанный вывод (Иоффе, 1968) об участии спермия в формировании эндосперма и о нормальном развитии семени. На основании полученных данных Иоффе высказала предположение, что редукцию эндосперма, отмеченную Трела при изучении польских популяций *A. nemorosa*, следует рассматривать как явление вторичное; редукция эндосперма, видимо, оказалась возможной благодаря тому, что преобладающим у них, очевидно, стал вегетативный способ размножения. Докладчик считает неверным высказываемое Фавр-Дюшартром предположение, что отсутствие двойного оплодотворения у *A. nemorosa* является одним из признаков примитивности этого растения (в схемах, иллюстрирующих эволюцию процесса оплодотворения, он помещает *A. nemorosa* между голосемянными и покрытосемянными растениями). Иоффе отметила также, что Брулан, отрицавший в своих прежних работах наличие двойного оплодотворения у *A. nemorosa*, произрастающей во Франции, в последней своей работе (1971) приходит к выводу, что этот процесс имеет место, хотя и не всегда; он полагает, что эндосперм *A. nemorosa* может развиваться как в результате двойного оплодотворения, так и автономно. Отсутствие в его работе достаточно убедительных доказательств не дает пока возможности согласиться с этим выводом.

В. В. Крылова (Молдавский научно-исследовательский институт садоводства, виноградарства и виноделия, Кишинев) доложила об особенностях поведения женского гаметофита яблони при самоопылении. Она отметила, что успех оплодотворения в большой степени зависит от состояния зародышевого мешка и способности его длительное время сохранять физиологически активное состояние.

А. С. Александровский (Среднеазиатский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Ташкент) сообщил о результатах исследования генеративного цикла можжевельника *Juniperus turcomanica* B. Fedtsch. Он дал детальное описание развития мужского и женского гаметофитов, процесса оплодотворения и эмбриогенеза этого вида, что было проиллюстрировано им на прекрасно выполненных микрофотографиях и рисунках. Отмечены различия между можжевельником туркменским и исследованными ранее среднеазиатскими видами *Juniperus* L. в сроках и продолжительности фаз развития генеративной сферы.

Н. С. Беляева (Институт ботаники АН ТуркмССР, Ашхабад), изложила свои наблюдения над поведением пыльцевых трубок и спермиев у *Calendula*. Согласно ее данным, у исследованного растения больше одной пыльцевой трубки в синергиду не проникает; наличие дополнительных спермиев в зародышевом мешке она объясняет тем, что в синергиду изливается объединенная пыльцевая трубка (продукт слияния нескольких пыльцевых трубок). Беляева высказала предположение, что задержка дополнительных спермиев во второй синергиде у ряда покрытосемянных обусловлена изменением физических условий в зародышевом мешке и, в частности, в синергиде, после излияния первой пыльцевой трубки; это препятствует образованию тока цитоплазмы достаточно мощного, чтобы вывести спермии за пределы синергиды.

Проблема оплодотворения у покрытосемянных разрабатывается во многих научно-исследовательских и учебных институтах Советского Союза. Результаты исследований по этой проблеме были отражены в целом ряде докладов-демонстраций, представленных на совещании. **Г. А. Потемкина** (Ботанический сад Московского государственного университета — МГУ) охарактеризовала процесс оплодотворения и эмбриогенез у вишни. **А. Я. Радионенко** (Украинский научно-исследовательский институт садоводства, Киев) представила данные по биологии оплодотворения у сортов культурной яблони. **Г. И. Савина** (БИН, АН СССР, Ленинград) проиллюстрировала процесс оплодотворения у одного из представителей семейства орхидных *Listera ovata* R. Br. Доклад-демонстрация **М. Д. Самушиа** (Научно-исследовательский институт садоводства, виноградарства и виноделия Груз. ССР, Тбилиси) был посвящен процессу оплодотворения у абрикоса. **И. А. Стожарова** (Научно-исследовательский институт овощного хозяйства, Москва) описала процесс оплодотворения у *Allium nutans* L.

Ряд докладов и сообщений был посвящен анализу эмбриологических данных, полученных в условиях эксперимента. **И. М. Поляков** и **Г. П. Деревянко** (Украинский научно-исследовательский институт растениеводства, селекции и генетики, Харьков) доложили результаты применения методики оплодотворения семяпочки для преодоления нескрещиваемости путем непосредственного введения пыльцы в завязь, минуя рыльце и столбик. В качестве объекта исследования был избран мак *Papaver somniferum*. Опыт проводился в двух вариантах: в первом пыльца вводилась через продольный разрез завязи, во втором суспензия пыльцевых зерен инъецировалась внутрь завязи. Лучшим оказался первый вариант, в котором завязываемость семян была значительно выше. Данный метод, по мнению авторов, может быть использован в селекционных целях.

А. И. Здруйковская-Рихтер (Никитский ботанический сад, Ялта) изложила данные по опылению и оплодотворению семяпочек в культуре. В результате опыления семяпочек табака, культивируемых на определенных средах, ей удалось получить многоклеточные зародыши и клеточный эндосперм.

Действию и последействию ионизирующей радиации в онтогенезе генеративной сферы хлопчатника был посвящен доклад **В. А. Руми, Н. А. Власовой** и **А. А. Скоковой** (Институт экспериментальной биологии растений АН УзбССР, Таш-

кент). Установлено, что при гамма-облучении семян нарушения в генеративной сфере хлопчатника M_2 однотипны с аномалиями в развитии растений M_1; в дальнейшем наблюдалось лишь общее снижение отклонений. Наибольший процент нарушений был отмечен при мейозе. Выявлена прямая зависимость между дозой облучения и процентом нарушений. Отмечено, что ионизирующие излучения в небольших дозах вызывают ускорение развития пыльцы хлопчатника. Установлено, что предпосевное облучение семян обусловливает нарушения дифференциации семяпочек и, в частности, археспория. Наивысший процент нарушений наблюдается при редукционном делении, а при развитии мужского и женского гаметофитов он снижается.

Данные о нарушениях в развитии мужской и женской генеративных сфер при облучении семян хлопчатника тепловыми нейтронами были представлены в докладах-демонстрациях **А. А. Скоковой** и **Н. С. Асриян** (Институт экспериментальной биологии растений АН УзбССР, Ташкент) и **Н. В. Власовой** и **Л. Г. Калягиной** (Институт экспериментальной биологии растений АН УзбССР, Ташкент). Отмечена прямая зависимость числа нарушений при микроспорогенезе и развития мужского и женского гаметофитов от доз облучений.

Значительное число докладов и сообщений, представленных на совещании, было посвящено развитию мужской генеративной сферы у различных представителей покрытосемянных.

Анализу условий, обеспечивающих формирование изолирующих механизмов для развития мужского гаметофита, начиная с возникновения тетрады микроспор, был посвящен доклад **Е. Н. Герасимовой-Навашиной** (Институт химической физики АН СССР, Москва). На примере *Galtonia candicans* была предложена принципиальная схема формирования стенки пыльцевого зерна покрытосемянных — первичной экзины, определяющей в дальнейшем рисунок последней. Автором на основе данных о поведении эмульсий в пространстве между двумя сближенными параллельными поверхностями высказана гипотеза о распределении эмульсий, поступающих из полости пыльника в пространство между плазмалеммой микроспор и их каллозными оболочками. Шарообразные капли эмульсий в узком пространстве в соответствии с физико-химическими закономерностями приходят в контакт друг с другом, образуют исходный сетчатый узор на основе принципа минимальных поверхностей или принципа плотнейших упаковок.

И. Д. Романов (Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград) изложил результаты изучения расположения пыльцевых зерен в гнездах пыльников злаков. Он считает, что простейшей геометрической моделью расположения пыльцевых зерен на стенке гнезд пыльников злаков является плотнейшее расположение шаров в один слой на внутренней поверхности цилиндра. Разные типы такого расположения шаров (кольцами по окружности цилиндра, рядами по образующим или только спиралями) определяются соотношением радиуса шаров и радиуса цилиндра. Поэтому переход от одного типа расположения к другому в пределах одного цилиндра невозможен. На протяжении всего гнезда пыльника, вследствие изменения его радиуса, вариаций размеров пыльцевых зерен и других причин плотнейшее расположение пыльцевых зерен не может реализоваться. Между ними образуются промежутки разной величины, что обусловливает возможность постоянно наблюдающихся переходов от одного типа расположения к другому. В целом, однако, как отмечает докладчик, расположение пыльцевых зерен оказывается плотным, а в отдельных местах даже плотнейшим. Тетрады располагаются на внутренней поверхности стенок гнезд неравномерно вследствие неравномерной толщины их каллозных оболочек, и после исчезновения последних одноядерные пыльцевые зерна некоторое время сохраняют тетрадное расположение. Переход к плотному расположению происходит вскоре в результате роста и округления пыльцевых зерен. Сохранение такого расположения до раскрывания пыльников, по мнению автора, свидетельствует о наличии тесной корреляции между поперечным ростом пыльцевых зерен и ростом гнезда пыльника. Электронномикроскопические исследования показали, что прикрепление пыльцевых зерен к тапетальной пленке обусловлено тесным контактом шипиков орбикул с поверхностью и шипиками экзины. В местах контактов, по-видимому, происходит молекулярное слипание орбикул экзины.

Об образовании и развитии спермиев у некоторых видов *Ribes* доложила **Л. Я. Якобсон** (Ботанический сад АН ЛатвССР, Рига). Согласно ее наблюдениям, образовавшиеся после деления генеративной клетки спермии быстро переходят в интерфазное состояние с выделением ядрышек; при этом ядра их окрашиваются светлее, чем цитоплазма. Далее ядра спермиев начинают хроматизироваться а цитоплазма вокруг них становится светлее. Когда пыльцевые трубки достигают завязи, ядра спермиев уменьшаются в объеме и сильно хроматизируются, ядрышки их обычно исчезают, уменьшается количество цитоплазмы. Автор выдвинул предположение, что большинство спермиев теряет цитоплазму при прохождении пыльцевой трубки через микропиле или сразу после проникновения ее в зародышевый мешок.

Аналогичные изменения спермиев, как показано в докладе-демонстрации **С. С. Татинцевой** (Институт ботаники АН ТуркмССР, Ашхабад), происходят в пыльцевом зерне у ряда представителей сем. злаков (*Sorghum caffrorum*, *Agropirum repens*, *Aegilops triuncialis*). Она отметила, что спермиогенез у ряда представителей злаков завершается вступлением спермиев в интерфазное состояние и об-

разованием спермиев-клеток. В процессе созревания пыльцевого зерна ядрышки и цитоплазма спермиев исчезают, и спермии превращаются в хроматизированные образования.

К. Ю. Кострюкова (Киевский медицинский институт) изложила наблюдения над митозом генеративной клетки в пыльцевой трубке лилии *Lilium martagon*. Она подчеркнула, что дочерние хромосомы направляются к полюсам не центромерными участками, а концами. Отмечена асимметрия фигур деления в митозе и у сформировавшихся клеток-спермиев.

Культуре изолированных пыльников как методу изучения микроспорогенеза был посвящен доклад **С. А. Резниковой** (Всесоюзный научно-исследовательский институт эфиромасличных культур, Симферополь). В докладе отмечено, что культура изолированных пыльников представляет интерес при изучении причин индукции мейоза и его отличий от митоза, условий нормального прохождения мейоза и митоза в пыльнике и возможностей экспериментального воздействия на эти процессы. Исследования в культуре могут служить моделью для изучения взаимовлияния тканей при микроспоро- и гаметогенезе и физиолого-биохимических механизмов мужской стерильности.

Сопоставление развития пыльников *Lilium candidum* L. in situ и in vitro позволило автору установить некоторые закономерности, которые могут способствовать выяснению причин неудач культивирования пыльников со стадий, предшествующих профазе мейоза и митоза. Исследования показали, что уже в первые часы после перенесения пыльника на искусственную питательную среду запасы крахмала в его стенке полностью гидролизуются и больше не восстанавливаются, что приводит к нарушению синтеза ДНК, РНК и белков в микроспороцитах. Нарушение энергетического баланса приводит к голоданию изолированных пыльников и преждевременному разрушению тапетума и других тканей стенки пыльника. В результате последнего оболочки микроспор не могут сформироваться, и в них не происходит накопления энергетических веществ (жиров), репликации ДНК и синтеза белков. Микроспоры остаются одноклеточными.

Отдельным вопросам, касающимся развития пыльника и микроспорогенеза у покрытосемянных, были посвящены доклады-демонстрации **М. М. Лодкиной** (БИН АН СССР, Ленинград), **В. А. Верещагиной** (Пермский университет), **Т. П. Завадской** (Уральский университет, Свердловск), **М. В. Ключаревой** (Экспериментальная научно-исследовательская база «Горки Ленинские», Московская область).

Нарушения в микроспорогенезе, вызванные неблагоприятными факторами среды (засуха, низкая температура) были охарактеризованы в докладах **Т. Ф. Бланковской** и **А. И. Воробьева** (Одесский университет), **Н. В. Балиной** и **Е. И. Барской** (Институт физиологии растений АН СССР, Москва) — на примере злаков (пшеница, рожь, кукуруза и др.), а также в докладах **М. В. Круклис** (Институт леса и древесины Сибирского отделения АН СССР, Красноярск) и **Ю. Ф. Рождественского** (Институт экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР, Свердловск) — на примере хвойных (лиственница, сосна).

В ряде докладов-демонстраций были отражены исследования по проблеме цитоплазматической мужской стерильности, проведенные на различных культурных растениях. Большинство работ, в которых описаны нарушения мужской генеративной сферы, вызванные цитоплазматической мужской стерильностью, выполнено на уровне световой микроскопии. Это исследование **А. Н. Палиловой** и **А. В. Смольской** (Институт генетики и цитологии АН БССР, Минск), **Г. К. Адамчука** и **А. Ф. Здрылько** (Украинский научно-исследовательский институт растениеводства, генетики и селекции, Харьков), **М. И. Рябининой** (Лаборатория экспериментальной биологии сельскохозяйственных растений Почвенного института им. В. В. Докучаева, Москва), **В. К. Симоненко** (Всесоюзный селекционно-генетический институт, Одесса).

А. Н. Палиловой, Н. В. Атрашенок, Е. И. Люлькиной (Институт генетики и цитологии АН БССР, Минск) были представлены данные о нарушении некоторых цитоплазматических структур в процессе формирования пыльцы у растений с цитоплазматической мужской стерильностью, полученные с помощью электронномикроскопического метода.

Большой и содержательный доклад об ультраструктуре зародышевого мешка покрытосемянных был сделан **А. Е. Васильевым** в соавторстве с **М. А. Плиско** (БИН АН СССР, Ленинград). Авторы провели анализ литературных данных по ультраструктуре зародышевого мешка различных растений и собственных материалов по *Calendula*. Это позволило им дать детальное описание ультраструктуры зародышевого мешка и высказать ряд суждений относительно существующих представлений о функциях его клеток, поведении органелл и т. д. Отмечено резкое отличие клеток зародышевого мешка друг от друга и от клеток апикальной меристемы по субмикроскопической структуре цитоплазмы. Полученные авторами электронномикроскопические данные подтверждают высказанные ранее гипотезы о том, что функция синергид состоит в поглощении веществ из интегумента и нуцеллуса и транспорте их в яйцеклетку и центральную клетку или в синтезе и секреции хемотропноактивных в отношении пыльцевых трубок веществ. Антиподы, очевидно, поглощают метаболиты, поступающие в зародышевый мешок из халазы и освобождающиеся при разрушении клеток нуцеллуса. Установлено, что дегенерация синергиды, в которую входит пыльцевая трубка, начинается еще до

проникновения последней; однако неясно, является ли этот процесс автономным, или он индуцирован веществами, секретируемыми растущей пыльцевой трубкой. Авторы отмечают, что последние электронномикроскопические данные противоречат гипотезе о дегенерации пластид и митохондрий в процессе мегагаметогенеза.

Доклад Васильева и Плиско вызвал оживленное обсуждение. По ряду затронутых в нем вопросов развернулась дискуссия.

Исследованию развития зародышевого мешка и формированию зародышей в роде *Rudbeckia* были посвящены доклады **С. Н. Мовсесян** (Ереванский университет) и **М. П. Солнцевой** (БИН АН СССР, Ленинград). Мовсесян показала вариации в расположении клеточных элементов в однополюсном и двуполюсном зародышевых мешках *Rudbeckia speciosa* Wender. Ею также отмечена изменчивость морфологии клеток яйцевого и антиподального аппаратов: появление яйцеклеткоподобных синергид и антипод.

Солнцева описала два варианта развития зародышевых мешков: однополюсной и двуполюсной, что обусловлено местом гомеотипного деления ядра. Если деление ядра происходит в центре клетки, возникает двуполюсной зародышевый мешок, если деление осуществляется в халазальной части клетки, образуется однополюсной зародышевый мешок. В классификацию зародышевых мешков *Rudbeckia*, предложенную Батталья (1963), ею внесено дополнение: в диплоидном типе *Rudbeckia* II выделен третий вариант — восьмиядерный нормальный двуполюсный зародышевый мешок. В результате изучения морфологии зародышей, выделенных из семян, Солнцевой установлено, что наряду с нормальными двухсемядольными зародышами встречаются зародыши с семядолями разной длины и трехдольные; это, по ее мнению, может быть связано с семигамией. У *R. laciniata* L. обнаружена полиэмбриония: в одном случае — синергидный зародыш, в другом — в зрелом семени развитый антиподальный зародыш.

Образование апомиктичных зародышей в роде *Rubus* было отмечено **В. Ю. Мандрик** и **Ю. Ю. Петрусь** (Ужгородский университет), а в роде *Euonymus* — **Т. Н. Наумовой** (БИН АН СССР, Ленинград).

Закономерностям морфологической эволюции зародышей паразитных покрытосемянных растений был посвящен доклад **Э. С. Терехина** (БИН АН СССР, Ленинград). Автор считает, что направление морфологической эволюции паразитных растений определяется их образом жизни (поведением). В ходе эволюции функциональной активности у паразитов выработался метаморфизованный способ развития зародыша, характеризующийся сменой в онтогенезе монополярного развития биполярным. Терехиным установлены четыре этологические формы паразитизма цветковых растений, которым соответствуют четыре формы метаморфоза. Эволюция метаморфоза, по мнению автора, происходила на основе редукционных явлений, имеющих свои существенные особенности в каждой из четырех групп паразитизма. Терехин считает, что структурная редукция органов и тканей паразитных растений происходила путем терминальной аббревиации, а эволюция онтогенеза в целом — по типу архаллаксисов (по А. Н. Северцову) и медиальных и базальных девиаций (по А. Л. Тахтаджяну).

З. И. Никитичева (БИН АН СССР, Ленинград) на примере норичниковых и заразиховых отметила влияние паразитного образа жизни на эволюцию структур зародыша и женских репродуктивных органов.

Некоторые участники совещания в своих докладах-демонстрациях охватили все или почти все стороны эмбрионального развития у отдельных представителей покрытосемянных. **Н. Г. Афанасьева** (Казанский университет) в результате сравнительного эмбриологического исследования 50 видов вероник дала описание развития мужской и женской генеративных сфер, оплодотворения, эмбрио- и эндоспермогенеза. У исследованных видов ею установлены общие закономерности и некоторые различия в развитии и строении генеративных органов и клеток, имеющие систематическое значение. Макроспорогенез и процесс оплодотворения у представителей эмбриологически мало изученного семейства *Onagraceae* Иван-чая *Chamaenerion anqustifolium* были представлены в докладе-демонстрации **Г. Е. Гваладзе** и **М. И. Гачечиладзе** (Институт ботаники АН ГрузССР, Тбилиси). **О. П. Камелина** и **М. П. Солнцева** (БИН АН СССР, Ленинград) описали развитие зародышевого мешка, процесс оплодотворения, развитие зародыша и эндосперма у *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr. У этого вида они обнаружили случаи полиэмбрионии. Макроспорогенез и развитие зародышевого мешка у сорго были отражены в докладе-демонстрации **И. И. Хазовой** (Институт экспериментальной биологии растений АН УзбССР, Ташкент). Доклад-демонстрация **Е. С. Николаевой** (Ворошиловоградский педагогический институт) был посвящен хлорофиллоносности зародышей у покрытосемянных флоры Ворошиловоградской области. Получены данные, подтверждающие результаты работы М. С. Яковлева и Г. Я. Жуковой.

Большое внимание было уделено на совещании проблеме отдаленной гибридизации. Содержательный доклад был представлен **Г. В. Канделаки** и **В. П. Банниковой** (Институт ботаники АН ГрузССР, Тбилиси и Институт ботаники АН УССР, Киев). Авторы отметили, что степень скрещиваемости видов и плодовитости гибридов первого поколения зависит как от систематического и филогенетического родства скрещиваемых форм, так и от их физиологической совместимости; наиболее существенным препятствием при отдаленных скрещиваниях является несовместимость исходных форм. На разных этапах работы с отдаленными

гибридами несовместимость проявляется различно: в год скрещивания — в нескрещиваемости исходных форм и образовании нежизнеспособных гибридных семян, в первом поколении — в гибели гибридных растений и в их стерильности, во втором поколении — в огромном размахе расщепления. Решение проблемы нескрещиваемости, по мнению авторов, возможно лишь при комплексном ее изучении с использованием цитоэмбриологических, физиолого-биохимических и генетических методов исследования. Они высказали предположение, что при отдаленной гибридизации в изменениях, возникающих в процессах оплодотворения, эмбриогенеза и эндоспермогенеза значительную роль играют ингибиторы или стимуляторы этих процессов, вносимые в зародышевые мешки пыльцевыми трубками отцовской формы.

Нарушения, возникающие при отдаленной гибридизации в ходе оплодотворения различных представителей покрытосемянных, были отражены в докладах-демонстрациях **Г. О. Абдрахмановой** (Институт ботаники АН КазССР, Алма-Ата), **А. П. Фрумкиной** (Лаборатория цитоэмбриологии отдела генетики АН МолдССР, Кишинев), **В. Н. Чередниченко** и **А. Ф. Шулындина** (Украинский институт растениеводства, генетики и селекции, Харьков).

Изменения в развитии женской и мужской генеративных сфер у гибридов были представлены в докладах-демонстрациях **Г. В. Зуевой** (Уральский университет, Свердловск), **Г. И. Ярмолюк** (Всесоюзный научно-исследовательский институт свеклы, Киев).

В ряде докладов были подняты теоретические вопросы, связанные с общими проблемами развития и дифференциации полового размножения и филогении.

Обзорный доклад об основных путях эмбрионального развития у высших растений был сделан **М. С. Яковлевым** (БИН АН СССР, Ленинград). Автор выдвинул новую концепцию о трех основных источниках возникновения и развития эмбриональных структур высших растений. По его представлениям, инициальными клетками нового поколения особей являются спора, зигота и соматоцит. Образование новых особей из споры как эмбриональной клетки сохранилось у наиболее древних представителей растительного мира, начиная от водорослей и кончая папоротниками. В процессе эволюции у голосемянных спора перестает быть зачатком новой особи, но сохраняет некоторые черты гаметофитной структуры. Развитие споры как эмбриональной клетки у покрытосемянных, по мнению автора, не имеет аналога среди других групп высших растений. Споры покрытосемянных не образуют ни гаметофита, ни гаметофитной ткани, а остаются на стадии одноядерной клетки, которую Яковлев рассматривает в качестве гаметоцита, т. е. клетки, дающей мужские и женские гаметы. Другой путь образования зачатка новой особи связан с половым процессом, ведущим к образованию зиготы как инициальной клетки, из которой развивается новая диплоидная особь. Этот путь является основным. Зигота как эмбриональная клетка встречается во всех классах высших растений. Она дает начало многим типам эмбриогенеза, каждый из которых является характерным для определенных систематических единиц. Третий путь развития новых особей может осуществляться за счет соматической клетки, вставшей на путь регенерации. Сюда относятся случаи образования новых особей в результате партеногенеза, апогамии, адвентивной эмбрионии и развитие эмбриоидов в культуре тканей. Ряд положений, выдвинутых докладчиком, вызвал оживленный обмен мнениями, в частности дискутировались вопросы о женском гаметофите и споре у покрытосемянных.

Свою точку зрения о понятии «археспорий» изложила **М. М. Лодкина** (БИН АН СССР, Ленинград). Тщательный анализ литературных и оригинальных данных по спорогенезу и изучение ритма дифференциации меристемы цветка (преимущественно во время развития тычинки) позволили развить сформулированное ею ранее представление об археспории как об активной флоральной меристеме, сохраняющейся в минимальном объеме в определенных местах пыльника, когда волна дифференциации охватывает зачатки тычинок или семяпочек. Как отмечает автор доклада, этот участок меристемы до прекращения клеточных делений не имеет достаточно специфических черт, чтобы заслужить специальное название «археспорий», его отличает лишь местоположение. После прекращения митозов в клетках этой области меристемы и вступления их в профазу мейоза — это уже материнские клетки спор (спорогенные клетки, или спороциты). Лодкина считает, что термин «археспорий» приемлем лишь как условное понятие, показывающее место в зачатке органа, где сохранились минимальные очаги флоральной меристемы. Одновременно автор обратила внимание на неправильность широко употребляемого выражения «археспорий дифференцируется», поскольку в действительности (как она утверждает) дифференцируются окружающие его клетки. На основании своего представления об археспории она выделяет пять вариантов спорогенной ткани в пыльцевых мешках и семяпочках в соответствии с различиями в ритме дифференциации меристемы тычинок и семяпочек у разных растений.

Генетико-эмбриологическим основам биологии размножения растений был посвящен доклад **С. М. Колесникова** (Лаборатория цитоэмбриологии Отдела генетики растений АН МолдССР, Кишинев). Автор исходит из того, что размножение растений тесно связано со всеми другими проявлениями их жизнедеятельности, эволюционными, морфофункциональными преобразованиями. Основным и посто-

енным противоречием живого, по его мнению, является прогрессирующее накопление продуктов метаболизма и их самоугнетающее действие.

Содержательный доклад о значении цитоэмбриологии для генетики и селекции растений сделала **В. А. Поддубная-Арнольди** (Главный ботанический сад АН СССР, Москва). Она подчеркнула важность цитоэмбриологических исследований для решения целого ряда практических задач: выведения новых сортов растений, преодоления нескрещиваемости при отдаленной гибридизации, вскрытия причин стерильности гибридов. Значительное внимание в докладе уделено апомиксису и анализу возможностей использования его в селекционных целях.

На заключительном заседании была принята резолюция. В ней подведены итоги работы совещания. Подчеркивается большое значение изучения ультраструктуры вегетативных и генеративных органов цветковых растений в решении теоретических и практических задач как самой эмбриологии, так и смежных дисциплин. Отмечена необходимость разработки следующих проблем эмбриологии: половой процесс и закономерности механизма оплодотворения; процессы дифференциации, развития и эволюции эмбриональных структур высших растений; генеративная меристема, образование спороцитов и гаметогенез; анализ механизмов мейоза и митоза при половом воспроизведении у цветковых растений; причины нескрещиваемости и стерильности гибридов, полиплоидов и мутантов; апомиксис, полиэмбриония и партенокарпия; эмбриология специализированных паразитных и реликтовых растений; эмбриология растений с цитоплазматической мужской стерильностью. Подчеркивается важность дальнейшей разработки и внедрения современных методов исследования: электронной микроскопии, авторадиографии, цитохимии, люминесцентной микроскопии, микрокиносъемки, культуры тканей и органов на искусственных средах. Обращается внимание на необходимость расширения исследований по эмбриологии голосемянных растений.

Особо отмечено большое значение работ по цитоэмбриогенезу, проводимых в научно-исследовательских и отраслевых институтах в контакте с генетиками и селекционерами (Главный ботанический сад АН СССР, Институт экспериментальной биологии АН УзбССР, Институт ботаники АН ГрузССР, Институт ботаники АН УССР, Научно-исследовательский институт садоводства, виноградарства и виноделия, Лаборатория цитоэмбриологии Отдела генетики АН МолдССР и Лаборатория цитологии Ботанического сада АН МолдССР и др.).

Принято решение просить Президиум АН СССР включить в план совещаний на 1973 год проведение очередного VI эмбриологического совещания, посвященного 75-летию открытия двойного оплодотворения С. Г. Навашиным.

Очень много для плодотворной работы совещания сделал коллектив сотрудников Лаборатории цитологии Ботанического сада АН МолдССР под руководством А. А. Чеботаря. Для участников совещания были организованы экскурсии в Научно-исследовательский институт садоводства, виноградарства и виноделия, в один из наиболее крупных совхозов-техникумов в Градиешты, в Ботанический сад АН МолдССР; кроме того, участникам совещания была предоставлена возможность посетить Лабораторию цитологии Ботанического сада АН МолдССР и Лабораторию цитоэмбриологии Отдела генетики растений АН МолдССР. Во время этих экскурсий участники совещания ознакомились с основными направлениями и результатами работ, проводимых молдавскими исследователями. Интересной и увлекательной была поездка в Кодры (центральная лесная часть Молдавии), где эмбриологи ознакомились с флорой естественных лесов Молдавии и посетили поместье (ныне музей), в котором неоднократно бывал А. С. Пушкин.

Г. И. Савина и *Г. К. Алимова.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 X 1971).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22 : 58 (47) : (571.56)

ЯКУТСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1957—1970 ГОДАХ

V. N. ANDREEV AND N. E. FOMINA. YAKUTIAN DEPARTMENT OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. IN 1957—1970 JEARS

Якутское отделение Всесоюзного ботанического общества было организовано в начале 1957 г. по инициативе В. П. Дадыкина, работавшего в то время председателем Президиума Якутского филиала АН СССР. Первое заседание отделения состоялось 17 апреля 1957 г. В начале 1958 г., в связи с отъездом из Якутии первого председателя Совета В. П. Дадыкина, председателем был избран И. П. Щербаков, ныне директор Института биологии Якутского филиала Сибирского отделения АН СССР. В начале 1967 г. обязанности председателя были возложены на В. Н. Андреева. Ученым секретарем в настоящее время является А. А. Пермякова.

За прошедшие 15 лет Якутское отделение ВБО значительно окрепло и расширилось. В 1957 г. в рядах членов Общества состояло 18 человек (в их числе 6 с учеными степенями); в настоящее время — 61 (из них 24 имеют ученые степени). Это свидетельствует о значительном росте ботанических кадров в научно-исследовательских учреждениях Якутска и в Якутском университете, в тесном контакте с которыми проводит свою работу Ботаническое общество.

Обществом проведено около 150 заседаний. В последние годы оно регулярно собирается 2 раза в месяц (за исключением летнего периода) и заслушивает ежегодно по 20—25 докладов. На заседаниях рассматриваются результаты научных исследований, доклады, подготовленные для региональных и всесоюзных совещаний, диссертации. Особое внимание уделяется работам молодых ботаников, для которых выступления с докладами и обсуждение их является хорошей школой. На заседаниях рассматриваются также сводные, обобщающие доклады, например: «Итоги изучения растительности Якутии за 50 лет» (В. Н. Андреев), «Якутское отделение ВБО за 10 лет» (И. П. Щербаков), «Итоги и перспективы изучения алкалоидоносных растений Якутии» (А. А. Макаров), «Ядовитые растения Якутии» (В. П. Самарин), «Основные черты развития третичной флоры в Центральной Якутии» (Б. С. Русанов), «История развития растительности в третичный и четвертичный периоды» (А. И. Попова). Как правило, заслушиваются информации участников различных совещаний и зарубежных поездок. В порядке обмена опытом были заслушаны сообщения о работе Дальневосточного отделения ВБО (Л. Н. Васильева), о работах по физиологии растений в Восточносибирском филиале СО АН СССР (А. И. Коровин), об исследованиях по лихенологии на Канадском Севере (Р. Е. Бешэл — профессор Кингстонского университета) и др. Специальное заседание было посвящено обсуждению подготовленного к изданию «Определителя высших растений Якутии».

Общество объединяет ботаников старшего поколения (в их числе один из старейших ботаников Сибири В. А. Шелудякова, много сделавшая для геоботанического изучения Якутии) и ботаническую молодежь и дает возможность ветеранам ботанического изучения Якутии общаться с последующими поколениями исследователей.

На заседаниях Общества присутствует обычно более половины всех членов и некоторое количество гостей. Ряд заседаний проводится совместно с обществами почвоведов, биохимиков и генетиков.

В Якутском отделении ВБО числится группа Магаданских ботаников (4 человека), которые находятся в 1200 км от Якутска. Назрел вопрос о создании самостоятельного Магаданского отделения ВБО. В связи с созданием Института биологических проблем Севера в составе ДВ научного центра АН СССР и с созданием Магаданского зонального научно-исследовательского института сельского хо-

зяйства Северо-Востока, база для организации такого отделения имеется вполне достаточная.

Якутским отделением ВБО ведется пропаганда ботанических знаний среди населения республики. Члены общества ежегодно читают более 100 лекций на ботанические темы, выступают по радио и телевидению по вопросам охраны природы, изучения и использования растительных ресурсов. Интенсивная пропаганда ботанических знаний ведется в Ботаническом саду (В. Н. Дохунаев, З. Е. Кротова и др.). На общественных началах работает народный университет знаний о природе и ее охране, в составе которого имеется факультет цветоводства.

В 1961 г. был опубликован сборник работ членов Общества «Материалы по растительности Якутии» (15 п. л.), находится в печати второй выпуск сборника.

Якутское отделение ВБО за годы своего существования стало важным фактором развития ботанической науки в Якутии и воспитания ботанических кадров.

В. Н. Андреев и *Н. Е. Фомина.*

г. Якутск.

(Получено 25 VI 1971).

Vol. LVII *No.* 3

March, 1972

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции Ботанического журнала:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *К. И. Видре* и *В. А. Пузиков*

Сдано в набор 13/XII 1971 г. Подписано к печати 24/II 1972 г. Формат бумаги 70×108 1/16.
Печ. л. 10 + 3 вкл. (3/8 печ. л.) = 14.52 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.45. Тип. зак. 717.
М-09513. Тираж 2649.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

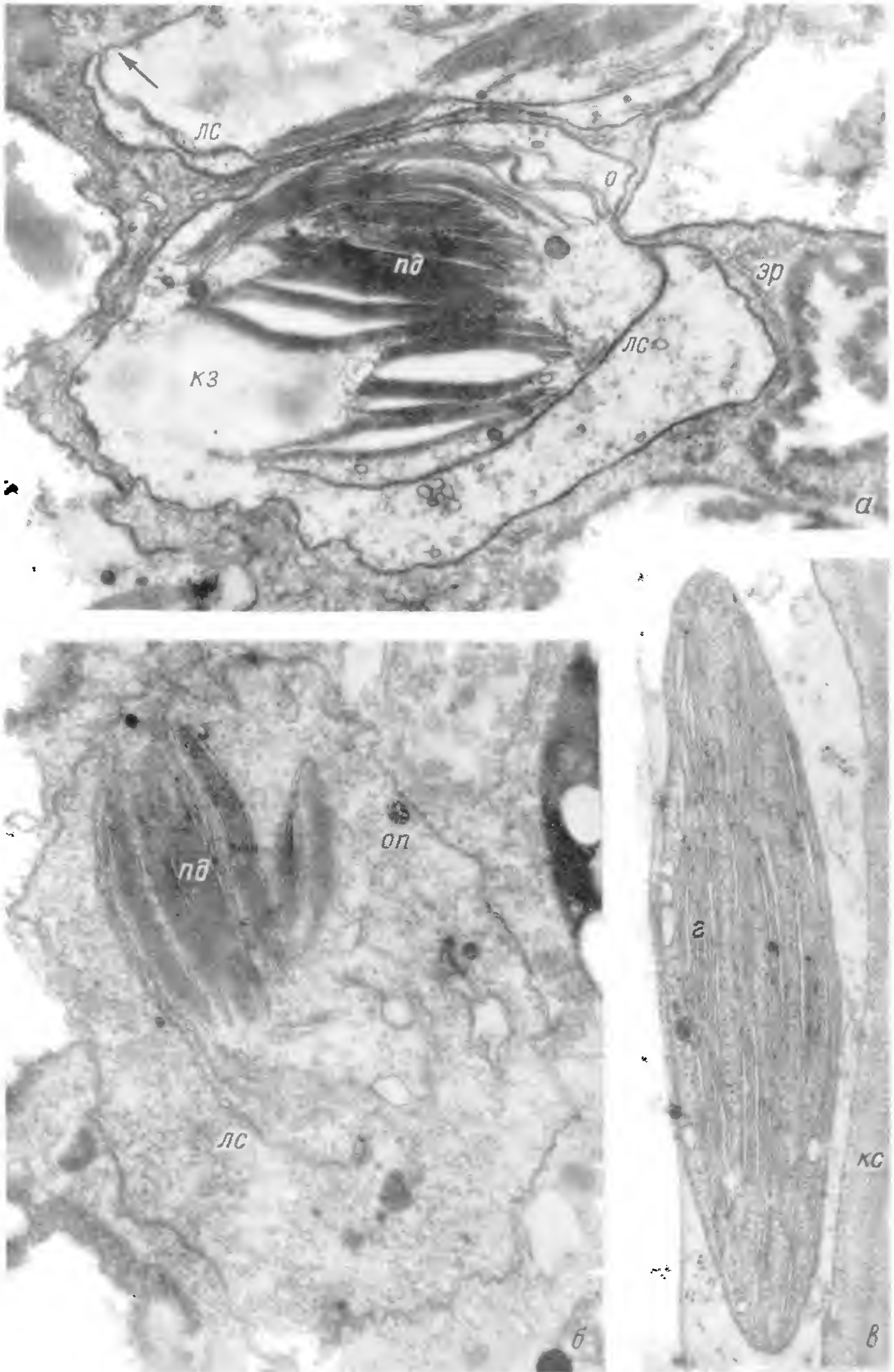


Таблица I

а, *б* — хлоропласты почечки зародыша зрелого семени *Nelumbo nucifera*. На одном из снимков (*а*) видны окружающие хлоропласт мембраны эндоплазматического ретикулума. *Стрелкой* отмечено место инвагинации внутренней мембраны оболочки хлоропласта; *в* — хлоропласт взрослого надводного листа *Nelumbo nucifera*; *а* — увел. 36 000, *б* — увел. 34 800, *в* — увел. 38 900.

Обозначения к табл. I—IV:

о — оболочка хлоропласта, *с* — строма хлоропласта, *пд* — плотная пачка дисков, *лс* — ламелла стромы, *г* — грана, *мл* — межгранная ламелла, *кз* — крахмальное зерно, *оп* — осмиофильная пластоглобула, *пт* — проламеллярное тело, *д* — диктиосома, *л* — включение липидной природы, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро, *кс* — клеточная стенка. Табл. I, *б*, IV, *а* — глутаральдегид с дофиксацией осмиевой кислотой, эпон; все остальные снимки — осмиевая кислота по Колфилду, смесь метакрилатов.

К стр. 291

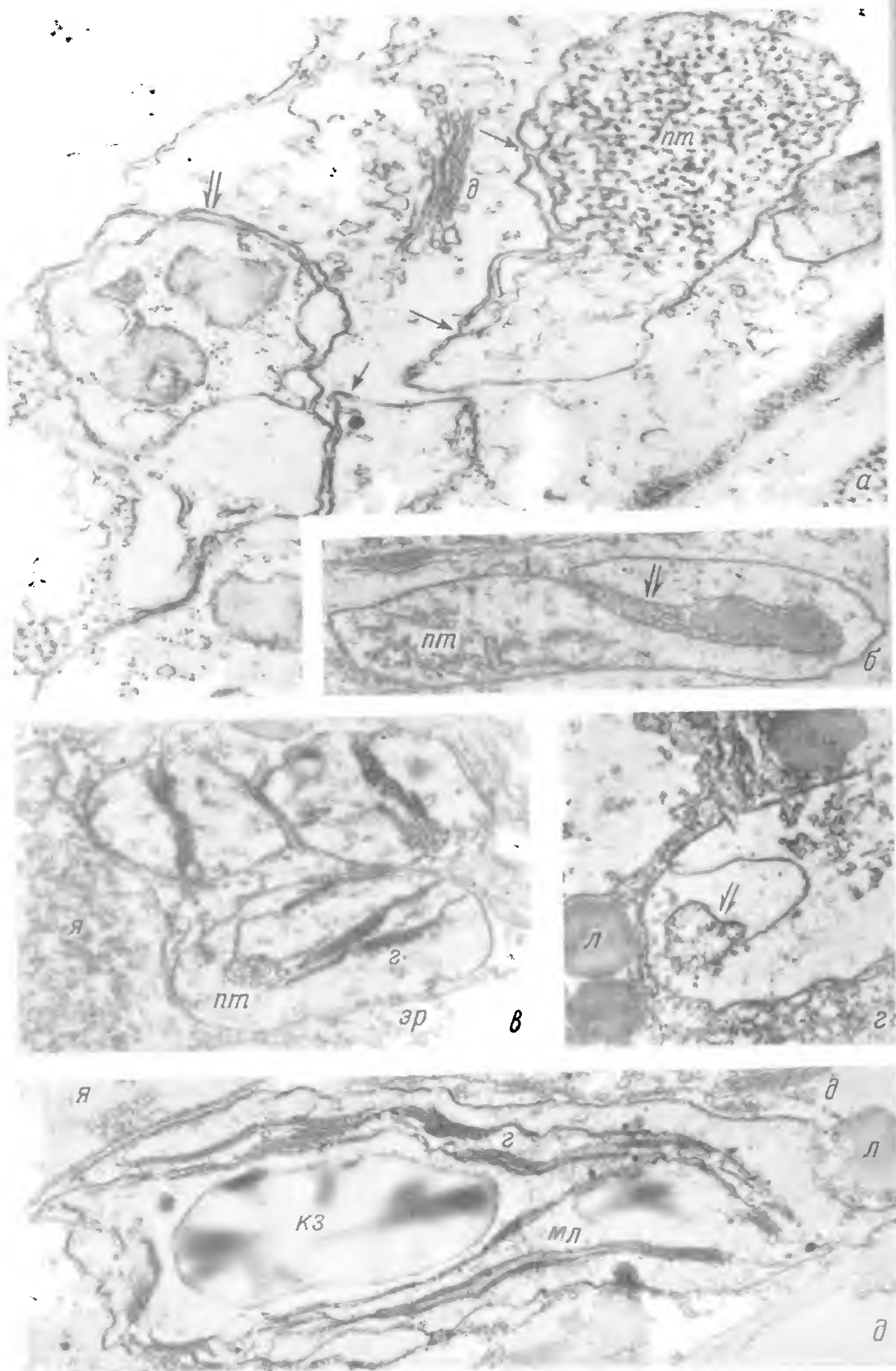


Таблица II

а, *б* — пластиды начинающей зеленеть почечки зародыша незрелого семени *Nelumbo nucifera* (12 дней после распускания цветка) с крупными проламеллярными телами. *Стрелкой* отмечены места инвагинации внутренней мембраны оболочки пластид, *двойной стрелкой* — впячивания оболочки в тело пластиды; *в*, *г* — хлоропласты семядолей незрелого семени *Tilia platyphyllos*; *д* — хлоропласт семядолей зародыша незрелого семени *Iberis umbellata* (размер зародыша достиг 1/2 окончательной длины); *а* — увел. 31 500, *б* — увел. 34 000, *в* — увел. 20 000, *г* — увел. 27 900, *д* — увел. 31 900.

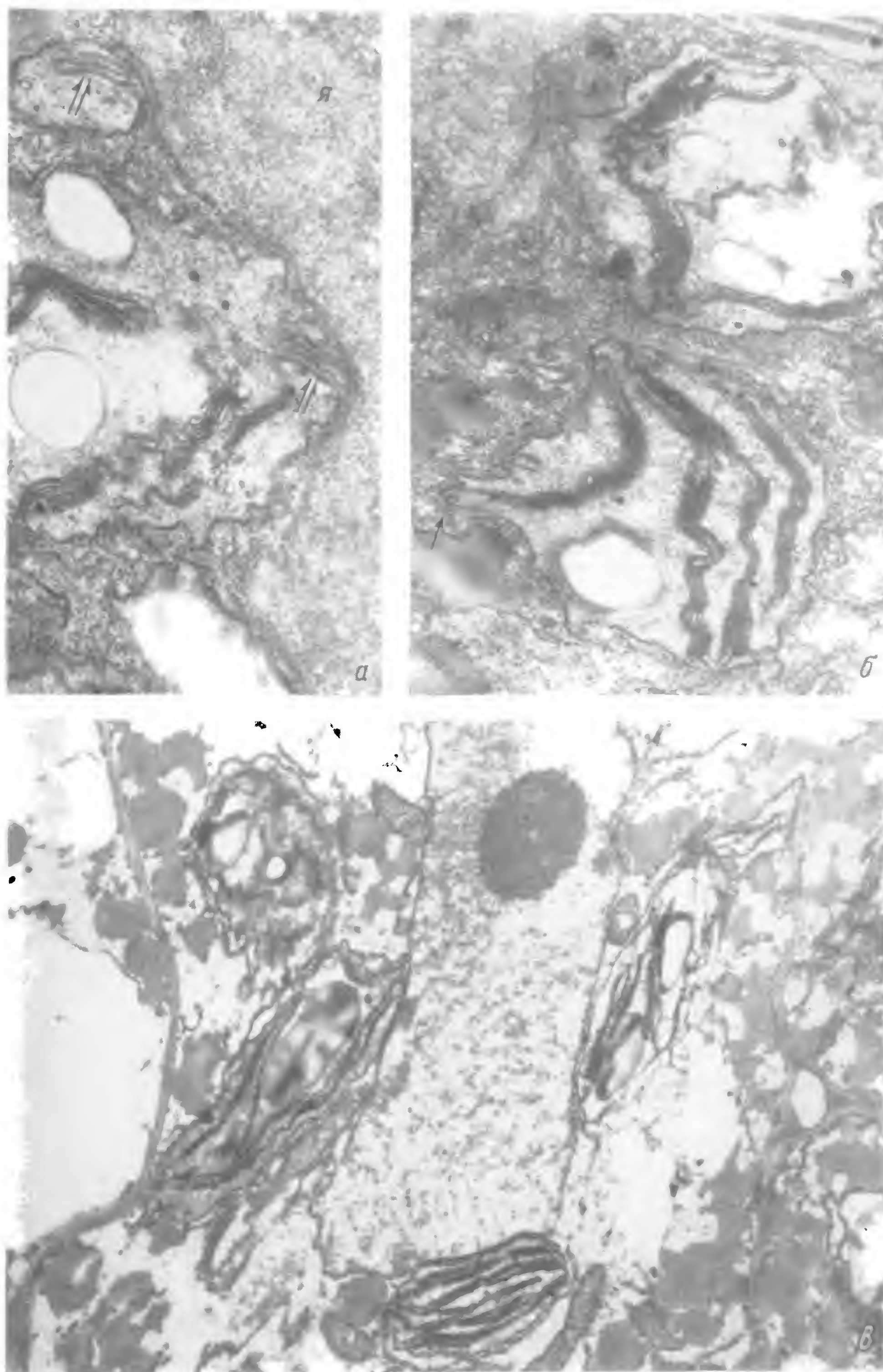


Таблица III

а—в — хлоропласты семядолей незрелого семени *Iberis umbellata* (размер зародыша достиг 1/2 окончательной длины). *Стрелкой* отмечен участок хлоропласта с ярко выраженной складчатостью оболочки, *двойной стрелкой* — участки хлоропластов, содержащие своеобразную систему трубочек; *а* — увел. 38 700, *б* — увел. 35 000, *в* — увел. 11 900.

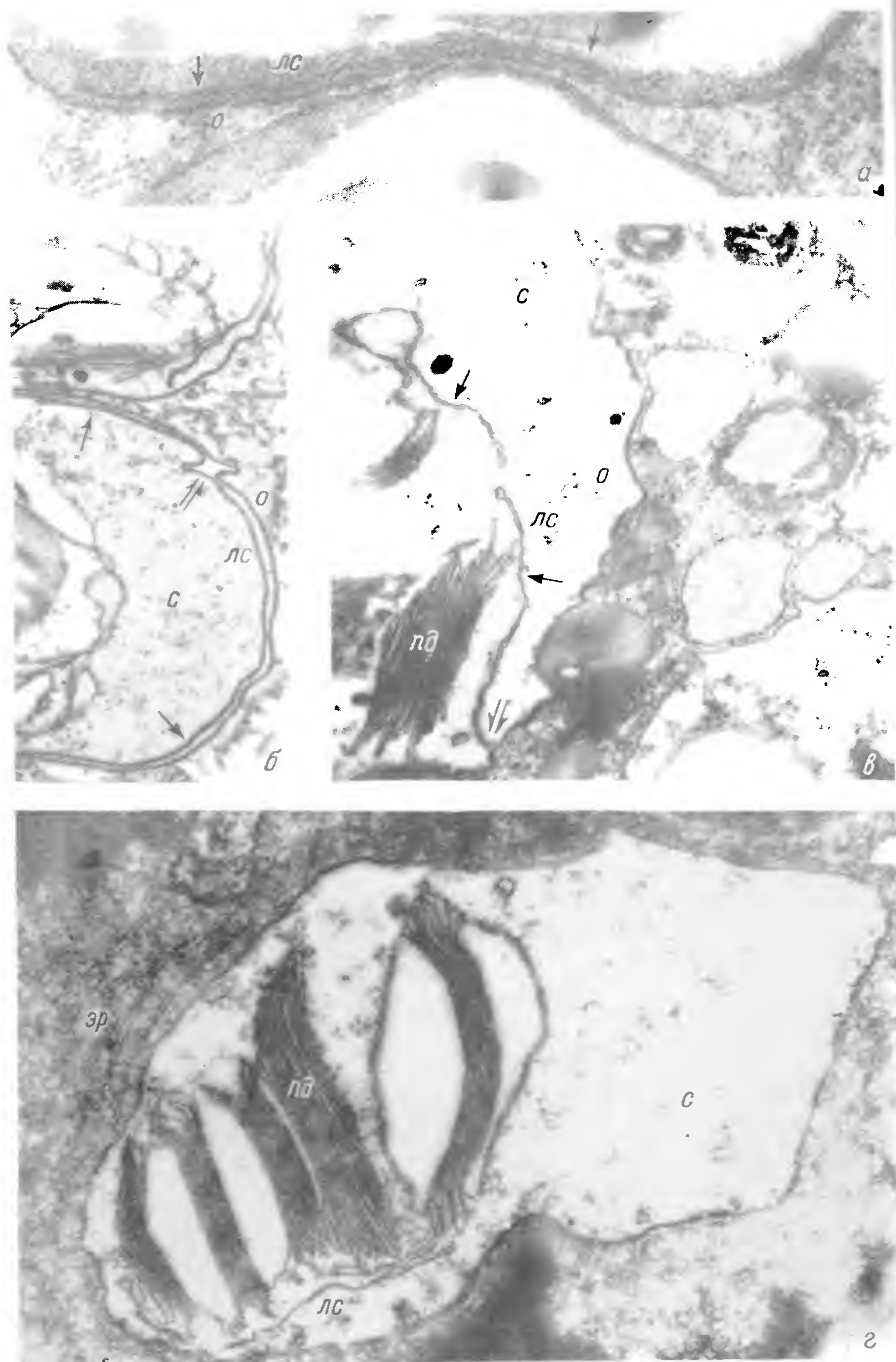
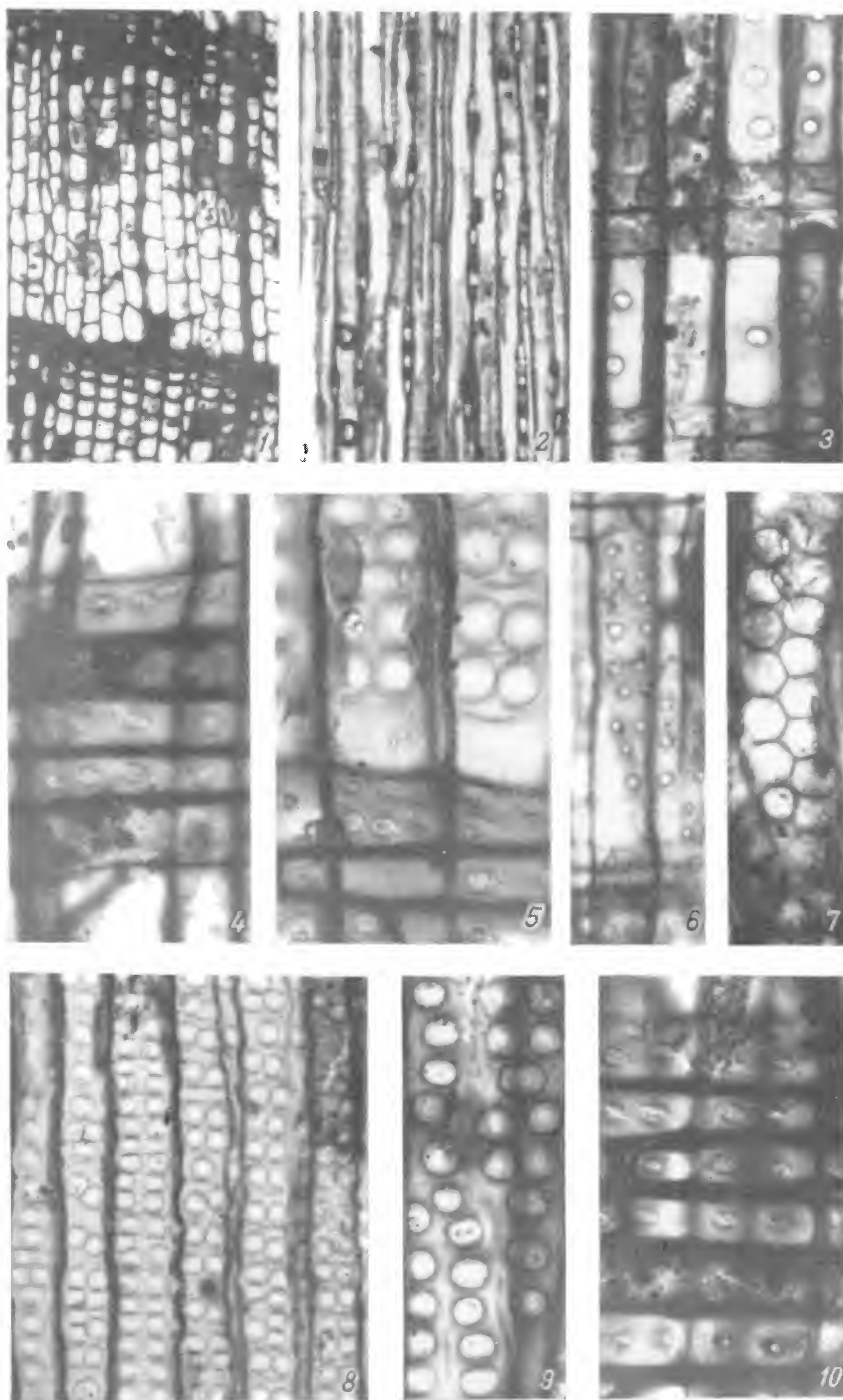


Таблица IV

а, б — фрагменты хлоропластов зародыша незрелого семени *Nelumbo nucifera* (через 27 дней после распускания цветка). Видно параллельное оболочке хлоропласта расположение ламеллы стромы второго типа (отмечено *стрелкой*), *двойной стрелкой* обозначено место расхождения ламеллы стромы и оболочки хлоропласта; *в, г* — фрагмент хлоропласта и хлоропласт почечки зародыша зрелого семени *N. nucifera*. Видно отхождение ламеллы стромы от пластидной оболочки и ее неупорядоченное расположение в пластиде (*стрелки*), *двойной стрелкой* обозначено место связи этой ламеллы с оболочкой; *а* — увел. 45 000, *б* — увел. 36 300, *в* — увел. 39 600, *г* — увел. 39 000.



Таблица

Metasequoia sibirica Shilkina sp. n.

Обр. № 5, колл. 716, Шестаков Лог, верхний олигоцен.
1 — поперечный разрез (увел. 100), *2* — тангентальный разрез (увел. 100); *3* — радиальный разрез: однорядная поровость трахеид (увел. 400); *4*, *5*, *10* — радиальный разрез: поры на полях перекреста (увел. 400); *6* — радиальный разрез (увел. 160); *7* — то же: очередная поровость трахеид (увел. 400); *8* — то же: супротивные двурядные поры (увел. 200); *9* — то же (увел. 400).





1 р. 50 к.

Индекс
70056